R. Härtel

Berlin 1972

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548902_0007

# Untersuchungen zur akustischen Kommunikation im Pflegesystem der Hauskatze (Felis catus L.)

DISSERTATION
zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium (Dr.rer.nat.)

vorgelegt
der Biowissenschaftlichen Fakultät
des Wissenschaftlichen Rates
der Humboldt-Universität
zu Berlin

von

RENATE HÄRTEL
geb. am 1.6.1943 in Lüben

Dekan: VR Prof. Dr.H. Rohde
Gutachter: 1. Prof. Dr. G. Tembrock
2. Prof. Dr. H.-G. Herbst
3. Prof. Dr. H. Dathe

Berlin, den - 7. Nov. 1972

Sektion Biologie
der Humboldt-Universität zu Berlin
104 Berlin · Invalidenstraße 43

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Herrn Prof. Dr. G. Tembrock, Leiter des Bereiches Verhaltenswissenschaften der Sektion Biologie der Humboldt-Universität zu Berlin, möchte ich sehr herzlich für die Überlassung des Themas, für seine ausführlichen Diskussionen und Anregungen zur Problematik der vorliegenden Arbeit und für sein Interesse am Fortgang der Untersuchungen danken.

Herrn Dipl. Biol. J. Oehler danke ich für die Unterstützung bei der Anfertigung von Sonagrammen.

INHALTSVERZEICHNIS


| | | Seite |
|---|---|---|
| 1. | Einleitung | 4 |
| 1.1. | Einführung | 4 |
| 1.2. | Problemstellung | 6 |
| 2. | Material und Methoden | 10 |
| 2.1. | Versuchstiere und Haltungsbedingungen | 10 |
| 2.2. | Technische Ausrüstung zur Tonband-protokollierung | 11 |
| 2.3. | Akustische Analyseverfahren | 12 |
| 2.3.1. | Bestimmung der oberen Frequenzgrenzen im Lautrepertoire mittels Pegelschreibung | 12 |
| 2.3.2. | Analyse des Frequenzspektrums über frequenzbewertete Schallpegelmessung | 14 |
| 2.3.3. | Messungen zum Auftreten von Ultra-schall | 16 |
| 2.3.4. | Strukturelle Analyse von Katzenlauten | 17 |
| | A. Theoretische Grundlagen zur strukturellen Analyse | 17 |
| | B. Technische Durchführung der strukturellen Lautanalyse | 23 |
| | C. Auswertungskriterien für Sonagramme | 23 |
| | D. Fourieranalyse | 26 |
| 2.4. | Kommunikationsexperimente zum akustischen Mutter-Kind-Kontakt | 27 |
| 2.5. | Statistische Prüfverfahren | 29 |
| 3. | Ergebnisse | 30 |
| 3.1. | Zur Entwicklung des Verhaltens bei Jungkatzen | 30 |
| 3.1.1. | Übersicht zur Ontogenese der Hauskatze | 30 |
| 3.1.2. | Eigene Befunde zur Ontogenese der Hauskatze | 38 |
| 3.2. | Frequenzgrenzen und Frequenzspektrum im Lautrepertoire von Felis catus L. | 48 |

Seite

3.3. Beobachtungen und Meßergebnisse zum Auftreten von Ultraschall 58
3.4. Ermittlung des Amplitudenspektrums unter Verwendung der Fourier-Analyse 62
3.5. Ergebnisse zur strukturellen Analyse von Kabenlauten 63
3.5.1. Pragmatische Belüge für die situationsspezifische Auswahl des Lautmaterials 63
3.5.2 Analyse von Lauten im Dienste des Funktionskreises Fortpflanzung 68
3.5.2.1. Ranz 68
3.5.2.2. Jungenaufzucht 73
3.5.2.2.1. Jungtierlaute in Relation zur Thermoregulation 73
3.5.2.2.2. Affine Signalwirkung 78
3.5.2.2.3. Diffuge Signalwirkung 85
3.5.3. Stoffwechselbedingtes Verhalten 92
3.5.4 Schutz und Verteidigung 100
3.5.5. Vergleichende Betrachtungen der Ergebnisse zur strukturellen Analyse 107
3.6. Ergebnisse der Kommunikationsexperimente zum akustischen Mutter-Kind-Kontakt 115
4. Diskussion 121
5. Zusammenfassung 141
6. Literaturverzeichnis 144
7. Anhang I-X

# 1. Einleitung

## 1.1. Einführung

Kommunikation ist durch den Austausch von Informationen zwischen dynamischen Systemen bzw. Teilsystemen, die die Fähigkeit der Informationsaufnahme, -speicherung, -codierung und -decodierung besitzen, charakterisiert (CLAUS 1969). Die an einer Kommunikationsanordnung beteiligten lebenden und leblosen Glieder bilden eine Kommunikationskette.

Liegt sprachliche Kommunikation vor, so führt der wechselseitige Informationsaustausch nur dann zu einer erfolgreichen informationellen Kopplung zwischen Sender und Empfänger, wenn beide über einen gemeinsamen Zeichenvorrat und gemeinsame Codierungs- und Decodierungsprinzipien verfügen.
Jeder der beiden Partner ist zugleich Perzipient und Expedient. Es fließen Signale in beide Richtungen. Ob die vom Expedienten gesendete Mitteilung vom Perzipienten verstanden wird, hängt in starkem Maße davon ab, in welchem Umfang die verschiedenen Glieder der Kommunikationskette Störeinflüssen ausgesetzt sind.

Die sich in einer Kommunikationskette abspielenden Prozesse können nur von einem außerhalb der Kette stehenden Beobachter hinreichend exakt beschrieben werden. Zur Beschreibung des Beobachters und zur Formulierung von Gesetzmäßigkeiten bedient er sich einer Metasprache, die nicht mit der zwischen Sender und Perzipienten vereinbarten Objektsprache übereinstimmt (MAYER-EPPLER 1969, TURNOCK 1970).

In ökologischen Systemen dient die Kommunikation der Integration zahlreicher Funktionskreise wie z.B. Nahrungserwerb, Territorial- und Schutzverhalten, Paarung und Jungenaufzucht. Sie ist ein essentieller Faktor für die Aufrechterhaltung der sozialen Gefüge innerhalb einer

Population. Die Überlebenschance eines Individuums hängt in großem Ausmaß von der Wirksamkeit seines Kommunikationssystems ab. Als informationsverarbeitendes System wird es nach optimaler Verhaltensanpassung streben und dazu die aus der Umwelt einströmende Information nach ihrem Gehalt über reale Eigenschaften dieser Umwelt auswerten (KLIX 1971).

Das Fortpflanzungssystem, speziell die Jungenaufzucht, schlägt die unmittelbare Brücke zwischen individueller Entwicklung und Sozialgefüge innerhalb einer Population. Es werden die Voraussetzungen für die Einordnung des Individuums in diese Struktur geschaffen. Bei Säugern bestehen enge, zeitlich ausgedehnte Beziehungen zwischen Mutter- und Jungtieren. Das Muttertier stellt für die Jungtiere die vertraute, genetische Umwelt dar, die von den Veränderungen der physikalischen und ökologischen Umwelt beeinflußt wird (DARLINGTON 1971). Gerade die Neuprägung begünstigt den Erwerb von Verhaltenszeichen durch Lernen oder Prägung. Es können so wesentlich mehr Bedingungen aus Umwelt in ein teilweise offenes Verhaltensprogramm aufgenommen werden, als es bei einem geschlossenen Verhaltenserbprogramm möglich wäre.

Das Verhalten wird zu einem wichtigen Faktorkomplex der Evolution. Seine Bedeutung besteht darin, daß es einem Individuum ermöglicht, sich bestimmten Umweltbedingungen zu entziehen oder andere auszunutzen. MAYR (1963) betont, daß oft eine Verhaltensänderung der Anfang einer wichtigen evolutionistischen Umstellung gewesen ist. Ökologische Verhaltensumstellungen in der Nahrungs- und Biotopwahl und bei manchen Bewegungsweisen können zu gut koordinierten Zügen, sie tragen zur Erschließung neuer ökologischer Nischen bei, und sie bewirken oft eine morphologische Umstrukturierung (MAYR 1971). Die Umstellung auf eine bestimmte Ernährungsform führt in vielen Fällen zu einer Spezialisierung, die das Verhalten und die gesamte

Biologie dieser organismischen Systeme beeinflußt. Die bei einigen Säugerordnungen gleiche Organisation des Neocortex muß unabhängig und allein in Reaktion auf ähnliche ökologische Bedingungen während der Evolution entstanden sein (DIAMOND and HALL 1969). Unterschiede in Lebensweise und Biotop führten zu einer divergierenden Neocortexdifferenzierung. Bei den in der Regel nächtlich jagenden Carnivoren wird die laterale Fläche des Neocortex von der sensorischen Repräsentation des Hörzentrums beherrscht. Die starke Ausdehnung der Hörrinde ist das neurale anatomische Korrelat der enormen auditiven Leistungen bei Carnivoren. Die Ergebnisse unterstreichen die Bedeutung des akustischen Kanals als relevante Signalmodalität bei Carnivoren in Anpassung an ihre genetische und ökologische Umwelt.

Bei der Auseinandersetzung mit dieser Umwelt sind verschiedenartige, oft sehr komplexe Signale und sensorische Stimuli für den lebenswichtigen Prozeß der Informationsaggregation und Informationsübertragung von Bedeutung. Die spezifischen materiellen Medien des optischen, chemischen und mechanischen Kanals beeinflussen die Signaleigenschaften und deren unterschiedliche Wirkung in Raum und Zeit (TEMBROCK 1970). Voraussetzung für die Signalerzeugung bleiben Signalsysteme, die sich der Signalstrukturen und Signalhandlungen bedienen, die durch Ritualisation (HUXLEY 1923) zum Gebrauchssystemen in der Evolution hervorgegangen sind (TEMBROCK 1967). Körperbewegungen, Bewegungen von Teilstrukturen führen zur Ausbildung regelrechter Ausdrucksbewegungen, die in Dienste der Kommunikation vom Fahrfeld ins Distanzfeld wirksam werden.

## 1.2. Problemstellung

Anliegen dieser Arbeit ist es, einen Beitrag zur Klärung grundsätzlicher Prinzipien akustischer Kommunikation in

im Pflegesystem organismischer Systeme am Beispiel der Hauskatze zu liefern. Bei der Untersuchung so artspezifischer Kommunikationsprozesse wie sie bei der Brutpflege der Säuger vorliegen, wird man nach Möglichkeit von den Verhaltensweisen der Wildtiere ausgehen.
In der vorliegenden Arbeit wurde die Hauskatze als Modelltier ausgewählt, weil sie als relativ wohnungsdomestiziert gelten kann und sich somit ihre ursprünglichen Verhaltenskorrelationen weitgehend erhalten haben. Gerade eine mütterliche Verhaltensweise wie der Instinktverzicht war der Anlaß für die Katzenhaltung zur Schädlingsbekämpfung. Außerdem war es wesentlich, ein Modelltier auszuwählen, dessen akustische Kommunikation allgemein und in der Pflegephase von besonderer Relevanz ist. Auch unter diesem Gesichtspunkt erwies sich die Hauskatze als geeignet. Die Dominanz des akustischen Systems der Carnivoren ist anatomisch in der ausgedehnten Hörsinde des lateralen Neocortex begründet und rechtfertigt somit die Auswahl der Hauskatze als Modelltier zur Untersuchung akustischer kommunikativer Prozesse.
Zur exakten Beschreibung der in einer Kommunikations - kette ablaufenden Vorgänge ist für den externen Beobachter eine hinreichende Kenntnis des Zeichenvorrates bei Expedient und Perzipient von Vorteil.

Eine kritische Durchsicht der Literatur erbrachte nur eine geringe Anzahl von Arbeiten, die den Lautrepertoire der Hauskatze als zentralen Anliegen behandelten.
In einer phonetischen Studie versuchte MOHR (1944) die Vokalisation der Hauskatze darzustellen.
Zur phonetischen Beschreibung akustischer Signale gibt es jedoch Grundsätzliches zu bemerken. Terminologische Probleme bei der Anordnung von lautlichen Ausdrucksformen, mit denen die Lautbenennungen ermöglicht werden sollen, liegen nicht in erster Linie in der Anwendung von Lautsymbolen, sondern in ihrer Definition. Diese ist möglich,

indem man die Lautvalenzen passend ausgewählter Laute durch Hinweise auf Sprachen, in denen sie vorkommen, vorstellbar macht. Die phonetischen Transkriptionssymbole dienen dann nur als Hilfsmittel, mit dem sich der Leser die Laute vergegenwärtigen kann. Letztlich sind die Schwierigkeiten einer hinreichend genauen und nachvollziehbaren Definition von Lautqualitäten der Grund dafür, daß selbst phonetische Experten das gleiche Lautsymbol mit verschiedenen Lautwerten verbinden.
Die Folge ist, daß phonetische Darstellungen in der Regel einen quasi-phonemischen Charakter tragen und ohne Kenntnis der jeweiligen Sprache nicht nachvollziehbar sind (MEYER-EPPLER 1969). Diese grundsätzliche Schwierigkeit gilt auch für die Beschreibung akustischer Signale im Tierreich.
METZE (1958) untersuchte die Lautgebung der Hauskatze ebenfalls unter Verwendung phonetischer Hilfsmittel, setzte zusätzlich den Oszillographen zur Lautanalyse ein.
Unter Nutzung eines ähnlichen methodischen Ansatzes sind bei RESCHKE (1954) Angaben zur Lautgebung der Katze enthalten.
In seiner Monographie über Katzen macht PETZSCH (1968) keinerlei quantitative Angaben zum Lautrepertoire der Hauskatze, sondern kommt lediglich zu der Feststellung, daß das "Inventar an zweckbestimmten Lautäußerungen" groß sei.

Es war erforderlich, Analysen zum Zeichenvorrat des eingesetzten Modelltieres Hauskatze in die Untersuchung einzubeziehen. Dazu mußten physikalische Bewertungskriterien gefunden werden, die eine objektive Aussage zur akustischen Kommunikation der Hauskatze ermöglichten.
Als sehr geeignet hat sich die frequenzmäßige Spektralanalyse von lautsprachlichen Signalen mit dem Sonagramm-Verfahren (Visible Speech) erwiesen. Übereinstimmende

Züge im Sonagramm lassen interindividuelle Invarianten, aber auch individuelle Merkmale der Spektren erkennen.

Der Einsatz zooseniotischer Ansätze (SEBEOK 1963,1967) unterstützt die Erforschung kommunikativer Prozesse, die ein komplexer und integrierender Bestandteil tierischen Verhaltens sind. Es kann so in wachsendem Maße ein Beitrag zur Kenntnis und zum Verständnis des biologischen Ursprungs der menschlichen Sprache geleistet werden.

Den methodischen Ansatz zur durchgeführten Analyse kommunikativer Prozesse im Pflegesystem der Hauskatze veranschaulicht das folgende Strukturbild (Abb.1).

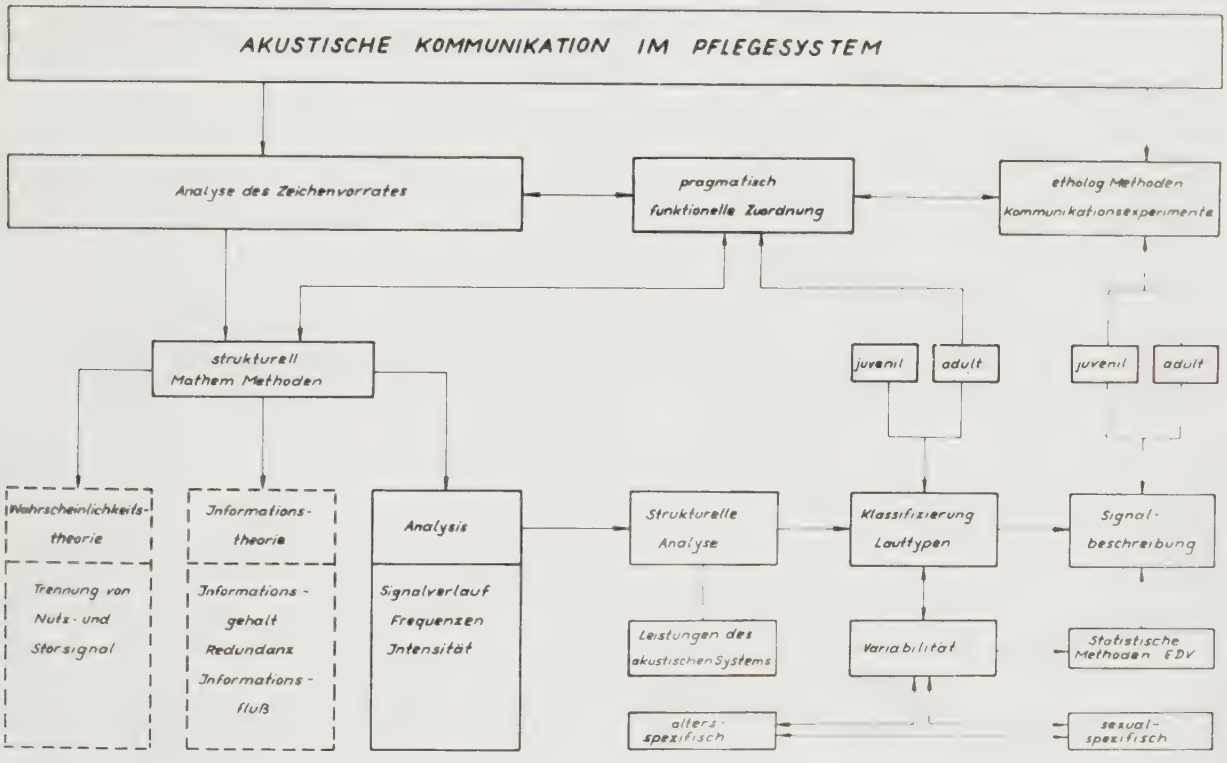



Abb.1 Methodischer Ansatz zur Analyse der akustischen Kommunikation im Pflegesystem der Hauskatze

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Versuchstiere und Haltungsbedingungen

Zur Untersuchung der akustischen Kommunikation im [illegible] der [illegible] wurden 10 Würfe [illegible] insgesamt 32 Jungtieren von ihren Müttern aufgezogen, teils unter Institutsbedingungen, teils in natürlicher Umgebung.

Tab. 1 Versuchstiere

| Wurf | geboren am | Bemerkungen |
|---|---|---|
| A I[1] | 30.4.70 | MW I, Jt 1,2 ♂, Jt [illegible] ♀ |
| A II | 25.5.70 | von MW I adoptiert, Jt [illegible]<br>Jt 6 o |
| A III | 21.5.70 | MW II, Jt 1 ♂, Jt 2 ♀ |
| A IV | 21.7.70 | MW III, Jt 1,2,3,4 ♂, Jt 5 ♀ |
| A V | 6.4.71 | MW IV, Jt 1,2,3 ♂, Jt [illegible]<br>Jt 3 adoptiert |
| A VI | 10.5.72 | MW III, Jt 1 ♂, Jt 2,3 ♀ |
| B I | 27.9.68 | MW I, Jt 1,2 ♂, Jt 3,4 ♀ |
| B II | 3.5.69 | MW I, Jt 1 ♂, Jt 2 ♀ |
| B III | 30.4.71 | MW I, Jt 1 ♂, Jt 2,3 ♀ |
| B IV | [illegible] 9.71 | MW I, Jt 1,2 ♂, Jt 3 ♀ |

Im Institut standen für die Tierhaltung zwei Innenräume mit den Grundflächen von 6,30 m x 6,60 m und [illegible] m x 5,20 m sowie ein Freigehege von 2,5 m x 5,4 m auf dem Hof zur Verfügung. Der größere beider Innenräume bot zahlreiche Winkel, Verstecke und [illegible], Ställe sowie eine reich gegliederte [illegible]. Zur Aufnahme der technischen Geräte für die Tonbandprotokollierung war im kleineren Innenraum [illegible] eine Fläche von 1,60 m x 2,60 m abgetrennt worden.

[1] A : Institutshaltung   B : Haltung in natürlicher Umgebung

MW: [illegible]   Jt: [illegible]

Ein ausreichender Vorrat an Labormatten und Mäusen gewährleistete eine natürliche Ernährung der Institutstiere, zusätzlich wurde Milch geboten.
Bei der Aufzucht in natürlicher Umgebung stand der Mutterkatze ihr gesamtes, recht ausgedehntes Revier zur Verfügung. Der Nestplatz mit den Jungtieren stellte darin das Heim I. Ordnung dar.

## 2.2. Technische Ausrüstung zur Tonbandprotokollierung

Die Entwicklung der Jungtiere wurde ständig beobachtet und protokolliert (Grundprotokolle). Das Lautrepertoire der Hauskatze ist unter dem Gesichtspunkt der Lautontogenese und der akustischen Kommunikation zwischen Mutterweibchen und Jungtieren durch Tonbandaufnahmen erfaßt worden.
Zur Anfertigung dieser Tonbandaufnahmen wurden folgende Geräte eingesetzt: dynamisches Tauchspulenmikrofon DM 622 (VEB Gerätewerk Leipzig), Hi-Fi-Mikrofonverstärker TMV (PGH Musikelektronik Geithain), Tonbandgeräte Qualiton super M 2o (VR Ungarn). Alle Laute sind auf ORWO Magnetbändern des Typs CPS 35 oder PS 25 mit der Bandlaufgeschwindigkeit von 9,5 cm/s gespeichert.
Die Eichkurven zur Leistungsfähigkeit von eingesetztem Tonbandgerät und Mikrofon in bezug auf den Frequenzgang weisen gute Werte bis zu 15 kHz auf, stellen also eine ausreichende Voraussetzung für die weiteren technischen Auswertungen und die Analyse des Bandmaterials z.B. über das Klangspektrogramm (Sonagramm) dar. Lediglich Abweichungen im Bereich über 15 kHz beeinträchtigen die Aussagen insofern nur geringfügig, als einerseits durch ge-

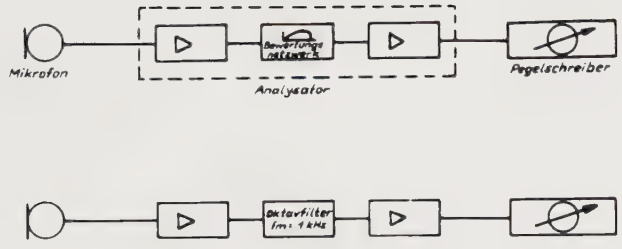
eignete Meßbedingungen (vgl. 2.3.1.) vom Tonband unabhängig die obere Frequenzgrenze im Lautrepertoire der Hauskatze ermittelt wurde, andererseits das Auflösungsmaximum des Sona-Graphen in Bezug auf die Frequenz bei 16 kHz liegt.

## 2.3. Akustische Analyseverfahren

### 2.3.1. Bestimmung der oberen Frequenzgrenze im Lautrepertoire mittels Pegelschreibung

Da Sonagramme eigener Lautaufnahmen von Hauskatzen Frequenswerte bis 16 kHz erbrachten, wurde zur Bestimmung der tatsächlichen oberen Frequenzgrenzen im Lautrepertoire der Hauskatze eine Meßstrecke unter Ausschluß des Tonbandgerätes als Speicher zusammengestellt.

Lautäußerungen eines Jungtieres (Jt 1, A V, 17 Tage alt) und eines Katers (Jt 3, A IV, 7 Monate alt, mit typischen Verhaltensweisen adulter Tiere) wurden auf ihren Frequenzbereich untersucht. Als Schallwandler waren Mikrofone Typ 4133 (Messungen am adulten Tier) und Typ 4135 (Messungen am juvenilen Tier) der Firma Brüel & Kjaer eingesetzt.
Die Ermittlung der oberen Frequenzgrenzen erfolgte über einen in Oktavbreite arbeitenden Analysator Typ 2112 der Firma Brüel & Kjaer, die frequenzspezifischen Impulse wurden über einen Pegelschreiber der gleichen Firma aufgezeichnet. Der Pegelschreiber Typ 2305 registriert Impulse auf Frequenzen bis zu 100 kHz. Um bei Meßwerten im Bereich über 20 kHz Anzeigen möglicher Störsignale und daraus resultierende Fehlinterpretationen zu eliminieren, erfolgten Parallelmessungen und -aufzeichnungen im Intervall zwischen 0,315 kHz und 20 kHz (Abb.2).


Mikrofon
Bewertungs-
filter A
Analysator
Pegelschreiber
Oktavfilter
fm: 1 kHz

### 2.3.2. Analyse des Frequenzspektrums über frequenzbewertete Schallpegelmessung

Lautfolgen eines juvenilen und eines adulten Tieres (vgl. 2.3.1.) wurden mit der Methode der Frequenzanalyse (MARX, Weißing 1970) überprüft und verglichen.
Unter den gegebenen Meßbedingungen befanden sich die Versuchstiere unter Streßeinwirkung, wobei mit AUTRUM (1968) auch Aufregungen als Stressoren, d.h. als streßauslösende Faktoren zu nennen sind, zumal die Messungen nicht in der vertrauten Umwelt der Tiere, sondern im Institut für Baukunstik erfolgten.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dipl.-Ing. Tannhardt, der die Benutzung der unter 2.3.1. bis 2.3.3. genannten Geräte ermöglichte und die Durchführung der Messungen unterstützte.

Die auf Tonband gespeicherten Lautfolgen der untersuchten Tiere sind im Terzbreite nach ihrem relativen Schalldruck frequenzbewertet worden.
Nach Wandlung der Laute in elektrische Impulse über das Mikrofon Typ 4133 von Brüel & Kjaer und entsprechender Verstärkung wurden diese auf Magnetband aufgezeichnet und anschließend einer Frequenzanalyse unterzogen.
Als Bewertungsnetzwerk fungierte der Schwellenfilter SEF 101 VEB Meßelektronik Dresden, die Einzelimpulse wurden wiederum mit dem PSO 101 registriert ( Abb. 3 ).

Die überprüften Frequenzen ergäben sich gemäß der Baupiberreihe:

| | | |
|---|---|---|
| 400 Hz | 1600 Hz | 6300 Hz |
| 500 Hz | 2000 Hz | 8000 Hz |
| 630 Hz | 2500 Hz | 10000 Hz |
| 800 Hz | 3150 Hz | 12000 Hz |
| 1000 Hz | 4000 Hz | 16000 Hz |
| 1250 Hz | 5000 Hz | 20000 Hz |

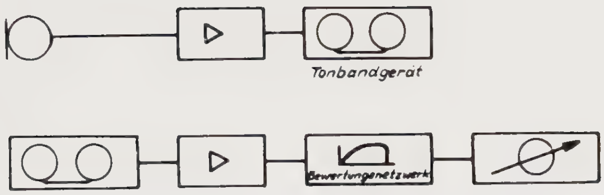



Abb. 3 Meßstrecke zur Frequenzanalyse

In Abhängigkeit von der Intensität veränderte sich der relative Schalldruck der einzelnen Frequenzen. Die frequenzabhängigen Maximalwerte von über 1000 Pegelschreibungen wurden zusammengestellt und unter dem Gesichtspunkt der Übertragungsdämpfung betrachtet. In Anlehnung an SIEGMUND & POULTER (1967) wurde für die Übertragungsdämpfung das Pegelmaximum der intensivsten Frequenz aller analysierten Worte als Bezugsgröße gewählt. Die Übertragungsdämpfung in dB ergab sich aus der Differenz des absoluten Pegelmaximums zum aktuellen gemessenen Wert.

## 2.3.3. Messungen zum Auftreten von Ultraschall

Da Ultraschall durch Frequenzen über 2o kHz, also oberhalb der Leistungsfähigkeit des menschlichen Ohres, charakterisiert ist und somit auch außerhalb der Leistungsgrenzen gebräuchlicher Schallerzeuger liegt, mußte eine für Ultraschall adäquate Meßstrecke zur Überprüfung auf Ultraschall erstellt werden (Abb. 4).

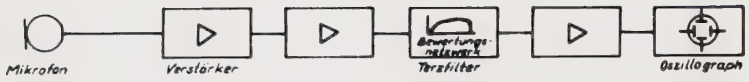



Abb. 4 Meßstrecke zur Überprüfung auf Ultraschall

Über das Brüel & Kjaer Mikrofon Typ 4135 (Übertragungsbereich bis 14o kHz) erfolgte die Schallwandlung. Nach Verstärkung wurden die Impulse über ein Terzfilter (Durchlaßbereich bis 1oo kHz) frequenzbewertet; als Anzeigegerät diente das Oszilloskop E 02/131 von RFT.
Um die einwandfreie Funktion dieser Meßstrecke zu überprüfen, wurden vom Ultraschall-Generator erzeugte reine Frequenzen eingegeben.

Die Messungen erfolgten in vertrauter Umgebung der Tiere ( Meßabstand 0,30 m - 0,60 m ). Überprüft wurden alle Lauten der Würfe A V, wobei versucht wurde, die natürlichen Verhaltensabläufe der Tiere nicht zu beeinträchtigen. [illegible] des Filmschnitts und seine synchronische Lagerung bei den Versuchstieren komplizierten die aktuellen Meßbedingungen. Beobachtungen zum Mutter-Kind-Verhalten bei den Würfen B III und B IV unterstützten die Meßergebnisse.
Grundlage für die Bewertung der Ergebnisse war die Übereinstimmung von " isolierten " Maulöffnen beim Versuchs - tier und Impuls auf dem Oszillographenschirm.

### 3.1.4. Strukturelle Analyse von Katzenlauten

Die Schallanalyse führt zur Zerlegung beliebiger Geräusche und Klänge in ihre einzelnen spektralen Anteile. Nach FOURIER kann jeder Schwingungsvorgang als Summe einer Reihe von Sinusschwingungen verschiedener Frequenzen und Amplitude aufgefaßt und auch in diese zerlegt werden. Ist der zeitliche Verlauf des Gesamtvorganges bekannt, ist die Analyse auf rechnerischem oder graphischem Wege möglich. Im Folgenden werden die mit dem Sona-Graphen aufgenommenen Sonagramme mit Methoden der Analysis ausgewertet. Diese Art der Auswertung gestattet Aussagen über den spektralen Aufbau und den zeitlichen Verlauf der Katzenlaute innerhalb der vorliegenden Meßgenauigkeit.

## 4. Theoretische Grundlagen zur strukturellen Analyse

Bei der frequenzmäßigen Untersuchung des spektralen Aufbaus akustischer Signale ( Katzenlaute ) werden diese Signale als Zeitfunktionen x(t) angesehen (REICHARDT 196

Diese Zeitfunktionen x(t) sind mathematische Modelle der physikalisch realen akustischen Signale.
Bestimmte unkomplizierte akustische Signale sind durch einfache Zeitfunktionen x(t) wie z.B. harmonische Schwingungen beschreibbar. Diese einfachen Zeitfunktionen werden Elementarsignale genannt.
Komplizierte Signale e.g. Sprechlaute können als Überlagerung mehrerer Elementarsignale betrachtet werden. Das ermöglicht die Analyse und Synthese komplizierter Signale aus Elementarsignalen ( LANGE 1966 ).
Für das wichtigste Elementarsignal, die harmonische Schwingung, lautet die mathematische Beschreibung in reeller Darstellung ( LANGE 1966 ):

$$x(t) = \hat{x} \sin(\omega t + \varphi) \qquad (1)$$

$\hat{x}$ maximale Amplitude
$\omega = 2\pi f = \frac{2\pi}{T}$ Kreisfrequenz

$f$ Frequenz
$T$ Periode
$\varphi$ Phase

Die Zerlegung eines komplizierten Signals in viele harmonische Schwingungen kann auch als Frequenzanalyse bezeichnet werden; diese Methode wird zur theoretischen Untersuchung akustischer Signale benutzt.

Nach BENADAT (1966) werden bei der Frequenzanalyse grundsätzlich drei verschiedene Signalstrukturen unterschieden:

1. Periodische Signale wiederholen ihren zeitlichen Verlauf nach einer endlichen Zeit T, der Periode, exakt, d.h.

$$x(t) = x(t + T)$$

2. Quasiperiodische Signale wiederholen näherungsweise ihren zeitlichen Verlauf nach der Zeit T, d.h.

$$x(t) \sim x(t + T)$$

Die exakte Periode T quasiperiodischer Signale ist jedoch unendlich groß.

3. Nichtperiodische Signale wiederholen ihren zeitlichen Verlauf nicht. Ihre Periode ist unendlich.

Ist ein akustisches Signal periodisch, aber keine harmonische Schwingung, kann es durch eine Funktionenreihe beschrieben werden, deren Aufbauelemente harmonische Schwingungen sind.
Diese Funktionenreihe, Fourier-Reihe, lautet in reeller Darstellung (LANGE 1966):

$$x(t) = \sum_{n=0}^{\infty} a_n \cos n\omega_1 t + \sum_{n=1}^{\infty} b_n \sin n\omega_1 t \qquad (1)$$

$\omega_1 = \frac{2\pi}{T}$ Grundkreisfrequenz (Kreisfrequenz der 1.harmonischen Schwingung)

Die reellen Fourier-Koeffizienten errechnen sich aus

$$a_0 = \frac{1}{T} \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} x(t)dt \qquad b_0 = 0 \qquad (2)$$

$$a_n = \frac{2}{T} \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} x(t) \cos n\,\omega_1 t \; dt \qquad (3)$$

$$b_n = \frac{2}{T} \int_{-\frac{T}{2}}^{+\frac{T}{2}} x(t) \sin n\,\omega_1 t \; dt \qquad (4)$$

für $n = 1, 2, 3, \ldots$

Die Darstellung der geometrischen Summe der Fourierkoeffizienten

$$|A_n| = \frac{1}{2}\sqrt{a_n^2 + b_n^2} \qquad (6)$$

in Abhängigkeit von der Frequenz liefert das Amplitudenspektrum des Signals (Abb.5).

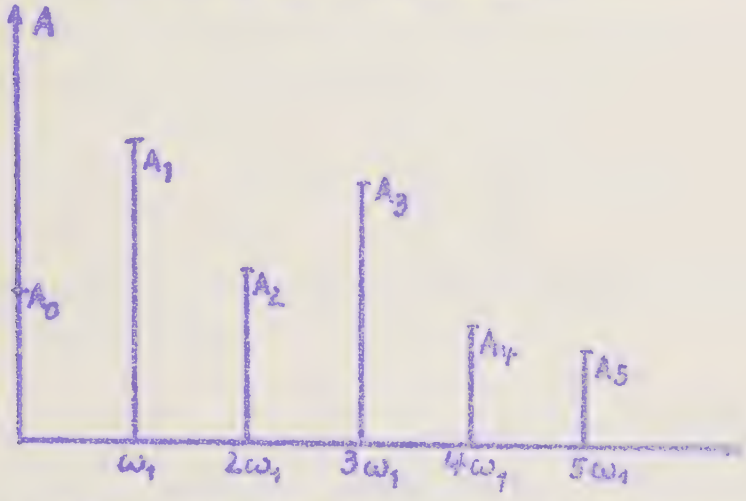



Abb.5 Amplitudenspektrum eines periodischen nichtharmonischen Signals

Ist das akustische Signal quasiperiodisch, kann es ebenfalls durch eine Funktionenreihe, deren Aufeinanderfolge harmonische Schwingungen sind, beschrieben werden. Die Frequenzen stehen in diesem Falle jedoch nicht in einem rationalen Verhältnis zueinander wie in Gleichung (5). Die Spektrallinien des Amplitudenspektrums sind nicht äquidistant (Abb.6).

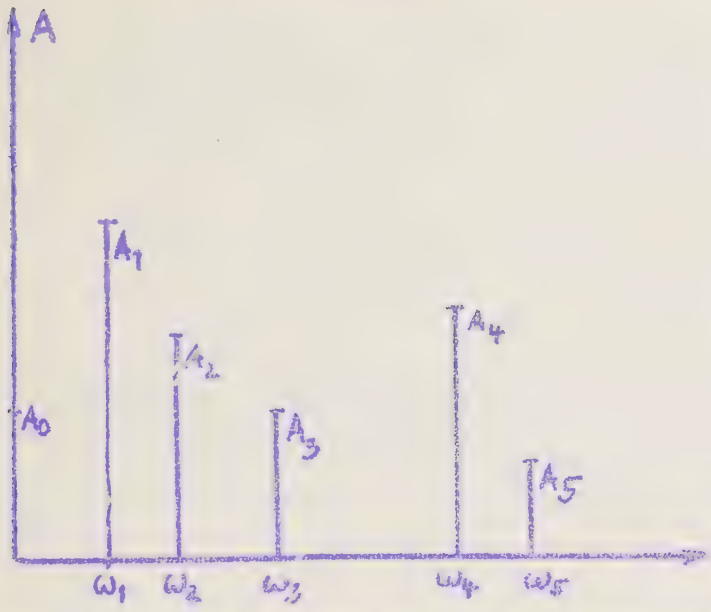



Abb.6 Amplitudenspektrum eines quasiperiodischen Signals

Ein nichtperiodisches Signal kann im allgemeinen durch das Fourier-Integral dargestellt werden, wenn sein Betrag im Zeitbereich von $-\infty$ bis $+\infty$ integriert, einen endlichen Wert

$$\int_{-\infty}^{+\infty} |x(t)|\, dt < \infty \qquad (7)$$

ergibt. Die Bedingung (7) ist immer erfüllt, wenn das Signal eine endliche Zeit $t_0$ dauert. Anschaulich kann das Fourier-Integral aus der Fourier-Reihe angeleitet werden, wenn die Signalperiode T unendlich anwächst ( LANGE 1966 ).

Die Darstellung des Signals als Fourier-Integral lautet

$$x(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{+\infty} X(j\omega)\, e^{j\omega t}\, d\omega = \mathcal{F}^{-1}\{X(j\omega)\} \qquad (8)$$

Die unter dem Integral stehende Funktion $X(j\omega)$ ist die Fourier-Transformierte des Signals $x(t)$:

$$X(j\omega) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(t)\, e^{-j\omega t}\, dt \qquad = \mathcal{F}\{x(t)\}$$

Der Betrag der Fouriertransformierten $|X(j\omega)| = X(\omega)$ im $\omega$-Bereich liefert das Amplitudenspektrum (Abb. 7).

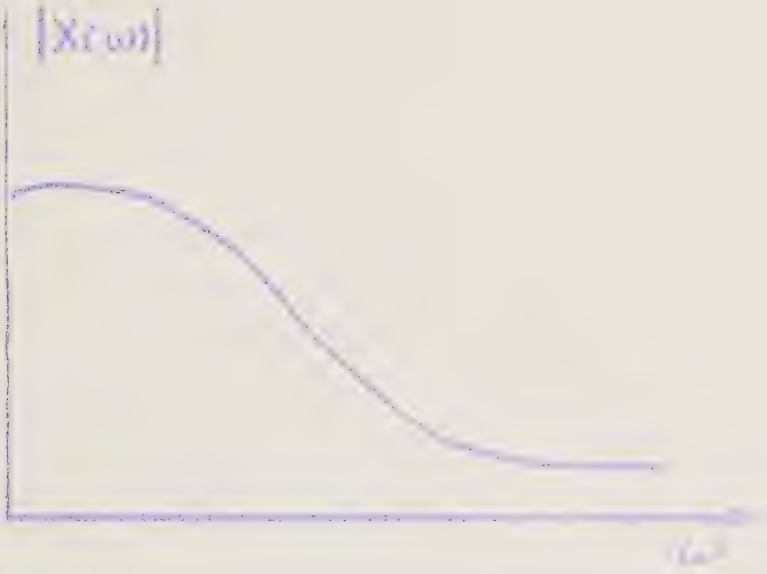



Abb.7 Amplitudenspektrum eines nichtperiodischen Signals

Die anschauliche Interpretation des Amplitudenspektrums besagt, daß ein nichtperiodisches Signal aus unendlich vielen benachbarten harmonischen Schwingungen, deren Amplituden

$\frac{X(\omega)\,\Delta\omega}{\pi}$ differentiell klein sind, aufgebaut wird (Fourier-Integral).

## B. Technische Durchführung der strukturellen Lautanalyse

Die strukturelle Analyse von Katzenlauten wurde technisch mit Hilfe des Sona-Graphen Typ 6061-B der Kay Elektric Company N.J. durchgeführt.
Der Sona-Graph, nach dem Prinzip der Fourier-Analyse arbeitend, zerlegt das eingegebene Signal in seine spektralen Anteile. Da Katzenlaute als komplizierte Signale aus einfachen Elementarsignalen aufgebaut sind, liefert das Sonagramm in realer Darstellung die harmonische Analyse der Elementarschwingungen.
Das Eingangssignal, je nach Analysebereich von maximal 2,4 s bzw. 1,2 s Dauer, wird zunächst vom Sona-Graphen auf einem Endlosband aufgezeichnet und dann mit hoher Geschwindigkeit während des Analyseprozesses wiedergegeben. Dabei wird das Inputsignal gleichzeitig einem Satz von den gesamten Tonfrequenzbereich ( 8 kHz oder 16 kHz ) umfassenden Filtern zugeführt, deren Ausgangsspannungen periodisch abgetastet und graphisch auf Spezialpapier übertragen werden. Nonphotographic Recording Paper Typ B, das wegen seiner großen Dynamik für die Zeit-Frequenz-Intensitäts-Analyse gut geeignet ist, wurde für die Anfertigung aller Sonagramme benutzt.

## C. Auswertungskriterien für Sonagramme

An einem Sonagramm lassen sich relative Lautstärke, zeitliche Ausdehnung, der Signalverlauf und die Tonhöhe erkennen; Grundton und Hauptfrequenz (Frequenz mit maximaler Amplitude) müssen dabei nicht immer die gleiche Tonhöhe haben.
Auf der Ordinate des Klangspektrogramms werden Tonhöhen zwischen 85 Hz und 8000 Hz bzw. 160 Hz und 16000 Hz angegeben, die Abszisse gibt die Zeit an.

Für die Auswertung benutzte ich eine auf Frequenz und Zeit geeichte Meßskala. Auf quantitative Angaben der Intensität wurde verzichtet, da diese je nach der auf den Sonagraphen übertragenen Lautstärke variierten.

Zur objektiven Beschreibung der analysierten akustischen Kommunikationssignale wurden folgende physikalische Parameter herangezogen (Abb.8):

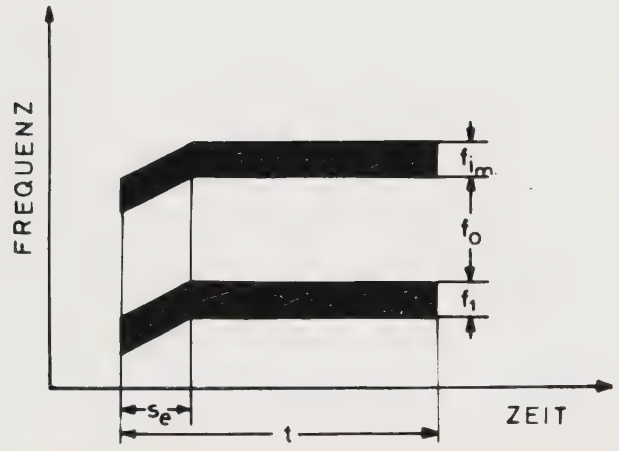



Abb.8 Physikalische Parameter zur Auswertung von Sonagrammen (Erklärung S.25)

$\Delta e$ : Frequenzänderung der Einschwingphase (kHz/100 ms)

$t$ : Dauer des Lautes (s)

$f_1$ : Frequenzbereich der Grundfrequenz (kHz)

$f_o$ : Periodizitätsfrequenz (kHz)

$fi_m$ : Frequenz maximaler Intensität (kHz)

1. Der Frequenzumfang des aktuellen Lautes ergab sich aus der oberen Analysefrequenz des Sona-Graphen, die je nach Auflösungsbereich bei 8000 Hz oder 16000 Hz lag. Der statistischen Bearbeitung unter Einsatz der EDV lagen vorwiegend Laute des Analysebereiches bis 8000 Hz zu Grunde. Die tatsächlichen Frequenzgrenzen der Oberschwingungen (Harmonischen) konnten unter Verwendung einer anderen Meßmethodik ( vgl. 2.3.1. S.12) ermittelt werden.

2. Der Sona-Graph ist mit zwei unterschiedlichen Band-Selektoren ausgestattet, die die Details eines Lautmusters unter differenzierten Gesichtspunkten darstellen. Der "narrow"-Selektor (45 Oscillationen/s) verdeutlicht Details in der Frequenz, während der "wide"-Selektor (300 Oscillationen/s ) ein ausgesprochen klares Bild der Intensitäts-Frequenz-Zeitverteilung zeichnet. Die Selektoreinstellung "wide" zeigt somit besser die Sprachenergieverteilung und wurde deshalb vorwiegend zur Analyse eingesetzt.

3. Das frequenzabhängige relative Intensitätsmaximum wurde dem Schwärzungsgrad des Sonagramms entnommen, das damit auch Rückschlüsse auf die Sprachenergieverteilung zuließ.

4. Bei periodischen Signalen sind die Oberschwingungen ganzzahlige Vielfache der Grundfrequenz (REINHARDT 1994, LANGE 1966). Der Abstand zwischen den Harmonischen, in der Auswertung als Periodizitätsfrequenz $f_o$ (MEYER-EPPLER 1968) bezeichnet, wurde ebenfalls als Bewertungskriterium herangezogen.

5. Zur Beschreibung des Signalverlaufes diente die Einschwingzeit $v_e$. In technischen Systemen ist die Einschwingzeit der Grundfrequenz durch die Zeit, die vom Einschalten bis zu dem Zeitpunkt vergeht, an dem ein stationärer Wert einen bestimmten relativen Fehler nicht überschreitet, charakterisiert. Die Einschwingzeit $v_e$ ist dabei auf die Grundfrequenz bezogen. Sie ist mit der Steilheit der Frequenzänderung s

$$s = \frac{\Delta\Omega}{\Delta t}$$ korreliert, wobei die Ableitung $\frac{d\Omega}{dt} = \frac{1}{t^2}$

als Differentialquotient des Anstiegs mit der Dimension der Beschleunigung betrachtet werden kann. (DDR - Standard, TGL 14591). In Anschluß an die Empfehlungen von POTTER, KOPP, GREEN (1947) betrachtete ich die Einschwingzeit für die 1.Harmonische, die auch bei Katzen häufig als Harmonische mit der größten Amplitude auftritt, und ermittelte die Steilheit der Frequenzänderung. Um den Vergleich des untersuchten Materials zu optimieren, wurde die Steilheit der Frequenzänderung $s_0$ auf eine Zeiteinheit von 100 ms normiert.
Je nach Lauttyp ist die Steilheit der Frequenzänderung für die Ein- und/oder Ausschwingphase ermittelt worden.

6. Die zeitliche Ausdehnung der Laute wurde mit Hilfe einer geeichten Meßskala bestimmt.

## D. Fourier-Analyse

Periodische akustische Signale können durch Fourier-Reihen beschrieben werden (vergl. 2,3,4,/A.S.17). Liegt die mathematisch gegebene Funktion zur Bestimmung der Fourierkoeffizienten a und b nicht vor (vergl. Formel (3),(4) S.19), ist die Bestimmung dieser Koeffizienten über ein Näherungsverfahren möglich (DOEBELIN 1966).

Zu diesem Zweck wurde der Lautverlauf (Hottingerverstärker A IV, So 110 ) zeitlich so gedehnt oszillographiert (Registrierung über Photorecorder Orion EMG 0/y 1510/C), daß die Nulldurchgänge der einzelnen Perioden eindeutig bestimmbar wurden.
Für drei solcher Perioden bestimmte ich mit dem Näherungsverfahren für 24 Punkte nach DOMASCHK die Fourier-Koeffizienten a und b. Das Amplitudenspektrum ergab sich dann gemäß Formel (6) auf S. 20.
Die Fourier-Analyse zur Bestimmung des Amplitudenspektrums wurde durchgeführt, um die subjektive Bewertung des Schwirrungsgrades innerhalb eines Sonagrammes auf ihre Stichhaltigkeit zu überprüfen.

## 2.4. Kommunikationsexperimente zum akustischen Mutter-Kind-Kontakt

Um die Frage zu klären, ob Jungkatzen ihre eigenen Mütter rein akustisch ohne zusätzliche olfaktorische und optische Stimuli zu erkennen vermögen, wurden Attrappenversuche an Jungtieren unterschiedlicher Altersstufen durchgeführt.
Im gleichen Kontext geäußerte Laute zweier Muttertiere, deren Jungtiere zum Zeitpunkt der Tonbandaufnahmen gleichaltrig waren, bildeten die Grundlage für die Attrappenbänder. Diese wurden in stochastischer Folge über Breitbandlautsprecher den Jungtieren jeweils 45 s angeboten. Die akustische Reaktion auf die Attrappe während Schallangebot und danach wurde aufgezeichnet.
Um Habituation an die Versuchsbedingungen zu vermeiden, lag ein Zeitraum von mindestens 7 Tagen zwischen den einzelnen Experimenten.

Zusätzlich wurden Katzenmutter und Jungtier getrennt in der "Wechselsprechanlage" auf ihr kommunikatives Verhalten geprüft.

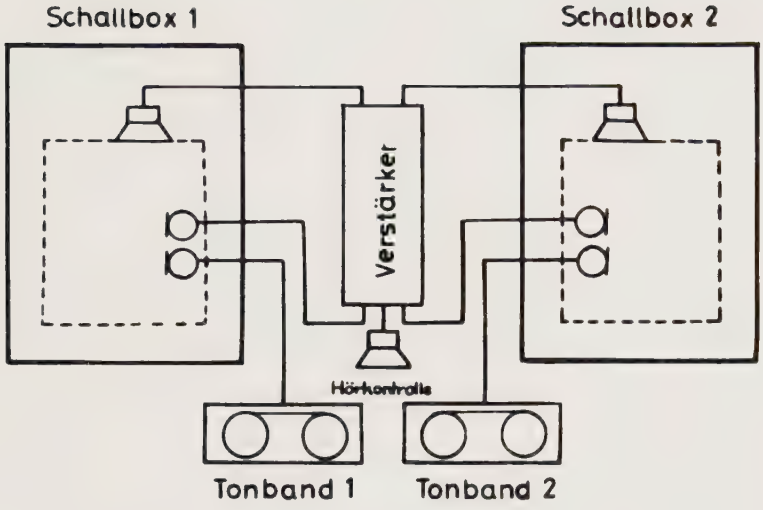



Abb.9 Versuchsanordnung zur wechselseitigen Kommunikation zwischen Mutter- und Jungtier

Die Versuchsanordnung gemäß Abb.9 ermöglichte akustischen Kontakt unter Ausschluß optischer und olfaktorischer Stimuli mit fortlaufender Tonaufzeichnung und Abhörkontrolle durch den Experimentator.
Um eine Übertragungsminderung von einer Schallbox in die andere (Abmessungen 200 x 140 x 210 cm) durch die Motorik der Versuchstiere in den Experimentierpausen zu vermeiden, waren die Tiere ausschließlich in den Schallboxen gekäfigt (Käfigabmessungen 70 x 50 x 60 cm).
Auf 5-minütige akustische Kopplung folgten 5 Minuten ohne Hörkontakt zwischen Mutterschäbe- und Jungtier. Die Lautäußerungen beider Tiere wurde auf Tonarchivband gespeichert und sind nach ihrer Häufigkeit und Reihenfolge ausgewertet und verglichen worden.

## 2.5. Statistische Prüfverfahren

Zum Vergleich unterschiedlicher Häufigkeitsmaße wurde der $\chi^2$-Test herangezogen. Mittelwerte, Standardabweichung, Vertrauensintervall und Variationskoeffizienten der strukturell analysierten Lautsprache sind unter EDV-Einsatz im Rechenzentrum der Humboldt-Universität berechnet worden. Mit den Verfahren des Datensatzvergleiches wurden auf dem R 300 die definierten Lauttypen auf Signifikanz geprüft. Die Korrelationskoeffizienten und t-Größen ausgewählter physikalischer Parameter von Katzenlauten sind ebenfalls auf dem R 300 ermittelt worden. (s.Anhang).

# 3. Ergebnisse

## 3.1. Zur Entwicklung des Verhaltens bei Jungkatzen

### 3.1.1. Übersicht zur Ontogenese der Hauskatze

Nach dem morphologischen und physiologischen Reifegrad von Tierjungen bei Geburt bzw. Schlupf lassen sich unter Säugern und Vögeln zwei Gruppen abgrenzen: Nest - hocker und Nestflüchter ( Portmann 1944 ).
Während Nestflüchter bereits über eine gut ausgebildete Befiederung bzw. Behaarung, über ein funktionstüchtiges optisches und akustisches System verfügen und ihren Eltern sofort folgen können, kommen die Nesthocker unter den Säugern mit geschlossenen Augen und äußeren Gehörgängen auf die Welt und sind zu zielgerichteten Bewegungen noch nicht fähig.

Nach einer durchschnittlichen Tragzeit von 56 bis 66 Tagen ( WOLFF 1970, HAINSWORTH 1957, PETZSCH 1968 ) werden die Jungen der Hauskatze Felis catus L. als typische Nesthocker geboren. In Anlehnung an SCOTT und MARSTON (1950), die die Entwicklung der sozialen Verhaltensweisen bei Hundewelpen untersuchten, lassen sich auch in der Ontogenese der Hauskatze entsprechende natürliche Perioden bis zum Zeitpunkt der sexuellen Reifung unterscheiden:

1. Neonatale Periode
2. Periode ( Übergangszeit )
3. Periode der sozialen Anpassung
4. Periode ( juvenile Phase )

Auf der Grundlage des Nahrungsverhaltens grenzen KOVACH, KLING und [illegible] (1969) bei Katzen drei Entwicklungs - stufen ab:

a) Die neonatale Phase von der Geburt bis zur 5.Woche ist nur durch Saugen gekennzeichnet.
b) Die Übergangsphase von der 5. Woche bis zum 2.Monat schließt die Initialreaktion auf feste Nahrung und den Zeitraum bis zur vollständigen Entwöhnung ein.
c) In der sich anschließenden [illegible]se vervollkommnet sich das Beuteverhalten.

Die Übersicht zur Ontogenese der Hauskatze folgt den Entwicklungsstufen, wie sie von SCOTT (1950, 1953) KNAPPE (1959 ) vorgeschlagen worden sind.

Die neonatale Periode umfaßt den Zeitraum von der Geburt bis zum Öffnen der Augen im Alter von 7-9 Tagen. Unmittelbar nach der Geburt setzt die Lautgebung der Jungtiere ein. Die äußeren Gehörgänge sind zu diesem Zeitpunkt noch fest verschlossen.
Die Laute haben Alarmfunktion ( [illegible]HAUSEN 1956 ) für das Mutterweibchen, verhindern Verlotterung oder Beschädigung des Neugeborenen durch die Mutter.
Innerer hormonaler Status des Weibchens und die von Neugeborenen ausgehenden Schlüsselreize wirken stimulierend auf die Ausbildung von Mutter-Kind-Interaktionen. Diese Interaktionen, anfangs nur auf taktil-chemischer Basis, tragen zur Ausbildung eines Kommunikationssystems bei, das mit der Zeit zunehmend bidirektional wird.
Pendelnde Kopfbewegungen des Jungtieres wirken als angeborener Suchautomatismus ( PRECHTL 1952 ), der bereits unmittelbar nach der Geburt zum spontanen Finden der mütterlichen Zitzen führt. Meist schließt ein kurzes Bohren mit der Schnauzenspitze im weichen Bauchfell der Mutter diese Suchautomatie ab. Wenige Tage nach der Geburt saugen die Einzeltiere bevorzugt an einer bestimmten Zitze. Diese Zitzenkonstanz bleibt etwa bis zum Verlassen des Nestes und bis zur selbständigen Nah-

Nahrungsaufnahme um den 30.Lebenstag (Übergangsperiode) erhalten ( EWER 1960 ).
Geraten neugeborene Katzen aus dem Nest, so setzt eine kreisende, kriechende Lokomotion ein, bei der keine Gesetzmäßigkeiten in der Drehrichtung zu bestehen scheinen. Wärme und taktile Reize wirken positiv steuernd. Die Suchautomatie verschwindet kurz nach dem Augenöffnen, wenn sich an das Fixieren die zielgerichtete Fortbewegung anschließt. Dieser Mechanismus wird also funktionell vom optischen System überlagert.

In der neonatalen Periode ist die Jungkatze noch nicht in der Lage, unabhängig von äußeren Bedingungen eine für die jeweiligen Bedürfnisse optimale Körpertemperatur einzustellen. Der Grad der Thermoregulation ist weitgehend von bei Geburt bestehenden Reifegrad abhängig.

Bei Ratten besteht ein zeitlicher Zusammenhang zwischen Reifungszustand des Hypophysenvorderlappens und der Fähigkeit zur Thermoregulation ( MORRISON et al. 1954 ).

Bei Westhochbarn ist die mittlere im Nest gemessene Körpertemperatur der ersten Lebenstage signifikant tiefer als bei älteren Jungtieren ( POLJAKOV, PROKJAMOW 1955 ). Mit zunehmendem Alter steigt die mittlere Körpertemperatur an und pegelt sich auf das Temperaturniveau adulter Tiere ein. Bei jungen Katzen verläuft dieser Anstieg bis zum sechsten Lebenstag sehr steil ( WÖHLING 1957, s. Abb.10 ). Bei Messungen der Rektaltemperatur vor und nach Kältexposition liegen bis zum 9. Tag signifikante Differenzen vor. Etwa mit dem 13.Lebenstag (Übergangsperiode) erreichen die Meßwerte die Größenordnung der normalen Schwankungsbreite. Im Alter von 17 Tagen ist zwar die Fähigkeit zur Thermoregulation voll erreicht, die Körpertemperatur bleibt aber im Mittel unter der adulter Tiere.

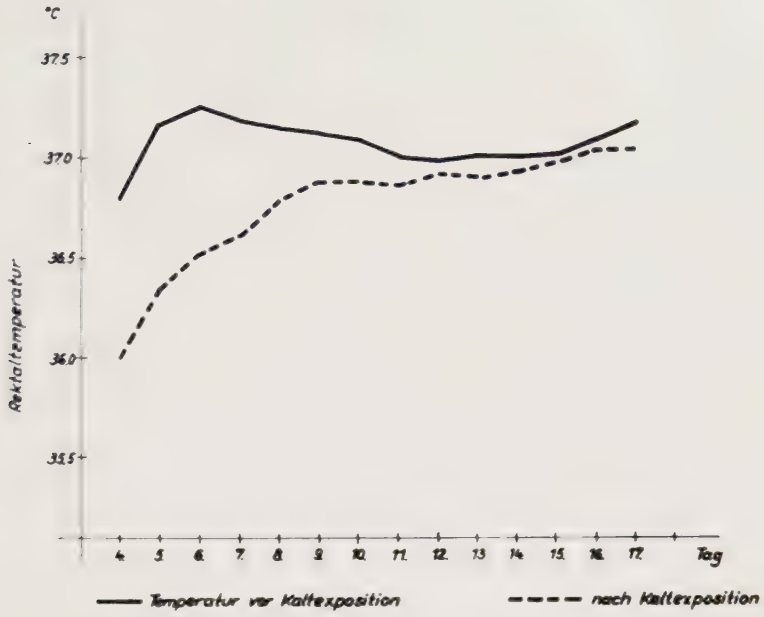



Abb.10 Rektaltemperaturen bei Jungkatzen vor und nach Kälteexposition in Abhängigkeit vom Lebensalter ( nach WOLBURG 1957 )

Die intensive Lautgebung juveniler Katzen in der neonatalen Periode muß in engem Zusammenhang mit der unzureichenden Thermoregulation gesehen werden. Einen quantitativen Zusammenhang zwischen Körpertemperatur und Umgebungstemperatur fanden FREDERICSON et al. (1956) bei neugeborenen Handewelpen. Tiere, die auf Wärmeplatten bei einer Temperatur von 12,7 - 18°C gehalten wurden, äußerten doppelt soviel Laute wie eine Vergleichsgruppe bei 42 - 43,3°C. Eine in ihrem Wärmeschutz gestörte Jungkatze emittiert solange akustische Signale, bis diese vom Mutterweibchen perzipiert und gerichtetes Suchen und Eintragen ins Nest auslösen. Das Signal des Jungtieres stellt den akustischen Auslöser für die pflegerelevanten Aktionen der Mutter dar.

die aber erst nach eingehender olfaktorischer Kontrolle die Endhandlung ( consummatory act ) des Zutragens vollzieht. Wie stark sich bei den Mammalia eine Kopplung zwischen homosexuellem [illegible] und Pflegeverhalten bei Weibchen generalisieren kann, zeigte ROSENBLATT (1970) an Untersuchungen zum Beginn und Aufbau des Mutterverhaltens bei Ratten. Das Pflegeverhalten setzt schlagartig mit der Geburt der Jungtiere ein. Trug die trächtige Ratte bevorzugt Futterkugeln statt angebotener Jungtiere ins Nest ein, trat nach der Geburt der Jungtiere eine eindeutige Verschiebung auf. Jungtiere wurden verstärkt eingetragen.
Nach Injektion von Blutplasma, das Müttern 2 Tage nach dem Werfen der Jungen entnommen wurde, zeigten sich jungfräuliche Ratten vorzeitig pflegebereit.
In der neonatalen Phase ist die Mutter-Kind-Beziehung vorwiegend auf taktil-chemischer Ebene wirksam. (ROSENBLATT et al. 1962, 1963, 1969). Akustische Signale der Jungtieres, das "Weinen des Verlassenseins" (LORENZ 1935), haben arterhaltenden biologischen Wert, stumme Jungtiere werden von der Muttertier außerhalb des Nestes nicht beachtet.
Bei dem undifferenzierten Verhalten der Jungtiere untereinander sind soziale Valenzen bedeutungslos. Die Gruppenruhe im Nest und der damit verbundene enge Körperkontakt werden durch thermische Reize ausgelöst. Dadurch wird wiederum zur Kompensation der anfänglich ungenügenden Thermoregulation beigetragen.

Die 2.Periode ( Übergangszeit ) beginnt mit dem Öffnen der Augen. Jungkatzen öffnen ihre Augen stufenweise; erste Augenschlitze sind zwischen dem 7. und 9. Tag zu beobachten. Wahrscheinlich können die Jungtiere bereits sehen, bevor die Augen vollständig geöffnet sind. Ähnliche Beobachtungen liegen auch für Hundewelpen vor ( RHEINGOLD 1963 ).

Die Übergangszeit findet etwa mit dem Zeitpunkt der [illegible] der näheren Nestumgebung ihren Abschluß. Je nach Beschaffenheit des Nestplatzes beginnt dieses Erkundungsverhalten im Alter von [illegible] bis [illegible] Tagen.
Die erste Beutefangbewegung des etwa dreiwöchigen Jungkätzchens ist ein tastendes Vorstrecken bzw. Antippen mit einer Pfote. Mit dieser Bewegung untersuchen auch adulte Tiere alle fremden kleineren Gegenstände.
Im weiteren entwickeln sich das Lauern, das Losstürzen und zum Schluß das Anschleichen ( LEYHAUSEN 1956 ) als Komponenten der komplexen Beutefanghandlung.
Der Tötungsbiß bedarf zu seiner erstmaligen Auslösung einer starken zusätzlichen Erregung, die nicht von der Beute, sondern z.B. von konkurrierenden Wurfgeschwistern geliefert wird. Die Einzelhandlungen des Beuteerwerbens und -tötens sind ererbt, unabhängig von Außenreizen reifen sie individuell verschieden schnell. Nur das Töten, das bei Katzen zuletzt reift, erfordert eine unspezifische Zusatzerregung, um seine volle Intensität zu erreichen ( KNAPPE 1959, 1960 ).
Katzen lernen beim Zusehen ( MARVIN, HARSH 1944, zit. nach LEYHAUSEN 1956, TEMBROVSKI [illegible] ); LEYHAUSEN nimmt daher an, daß die Kenntnis bestimmter Beutearten nicht durch Prägung, sondern durch Lernen erworben wird.
In die Übergangsphase fällt auch das Öffnen der äußeren Gehörgänge. Im Alter von 12 - [illegible] Tagen beginnen Jungkatzen auf starke akustische Reize mit dem Ohrmuschelreflex oder Zusammenzucken des ganzen Körpers und Ducken am Boden zu reagieren. Die Jungtiere lernen ihre Mutter akustisch kennen.
Der optische und der akustische Kanal gewinnen an Bedeutung bei der Ausbildung der kommunikativen Mutter-Kind-Beziehungen. Die in der neonatalen Periode dominierenden taktilen und thermischen Reaktionen treten zurück. Die anfänglich unausgeglichene Lokomotorik, die sich in

recht unsicheren Bewegungen ändert, vervollkommnet sich.

Die 3.Periode, der Zeitraum der sozialen Anpassung, erstreckt sich etwa bis zum Zeitpunkt der Entwöhnung in der 8. - 10.Lebenswoche. Volle Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane führt zur verstärkten Differenzierung und Erkundung von Objekten der Umwelt. Im Beutespiel vervollkommnet sich die Reaktion auf das Beutetier. Regellose Folgen von Lauern, Anschleichen, Anspringen, Umhertragen und Wegschleudern von Ersatzobjekten werden mit beliebigen anderen Komponenten gleicher oder anderer Handlungsfolgen kombiniert. Diesen Aktionen fehlt der Ernstbezug, sie sind somit eindeutig als Spielhandlungen klassifizierbar ( MEYER-HOLZAPFEL 1956, TEMPROOK 1960 ). Ebenso zeigt sich die für Spiel typische freie Kombinierbarkeit von Verhaltensweisen verschiedener Funktionskreise ( EIBL-EIBESFELDT 1950, BALINT 1945 ).
Im Spiel der Jungkatze kann ein "Experimentieren mit eigenen Fähigkeiten" in Auseinandersetzung mit der Umwelt und den Artgenossen gesehen werden ( LEYHAUSEN 1956 ). Unabhängig von Ernstantrieben erlaubt ein explorativen Wechselspiel Distanzierung und Annäherung, einen beliebigen Rollenwechsel der Spielpartner.
LEYHAUSEN (1957) unterscheidet bei Jungkatzen verschiedene Spielformen, die aber nicht "als spezielle Vorübungen für den späteren 'Ernst des Lebens'" aufzufassen sind, sondern vielmehr einer Kräftigung des Bewegungsapparates dienen unter Nutzung der angeborenen Bewegungsweisen. Diese komplexen Bewegungsabläufe sind auf äußere Ziele oder Reize gerichtet. Durch steuernde nervöse Mechanismen werden die Erbkoordinationen den äußeren Situationsgegebenheiten angepaßt.
Neben den verschiedenen "Beutespielen" treten in der 3.Periode Kampf- und Beißspiele zwischen den Wurfgeschwistern auf. In diesen Spielen mit häufigem Rollen-

wechsel zwischen Verfolger und Verfolgtem sind Elemente der Beutefanghandlung wie Belauern, Losstürzen, Zupacken integriert. Die Jungtiere erwerben motorische Fertigkeiten. Mit beginnender Entwöhnung treten Wandlungen im Nahrungsverhalten auf (Abb.11). Während in der neonatalen Periode immer das Mutterweibchen die Jungtiere im Heim 1.Ordnung (Hediger 1954) zum Säugen aufsucht, tritt mit beginnender Umweltorientierung der Jungtiere eine mutuelle Annäherung ab 2o.Lebenstag ein (ROSENBLATT & SCHNEIRLA 1962, SCHNEIRLA, ROSENBLATT, TOBACH 1963)

Nach dem 3o.Lebenstag fordern verstärkt die Jungtiere die Mutter zum Säugen auf, diese versucht sich mit zunehmendem Alter der Jungtiere den Zugriffen zu entziehen.

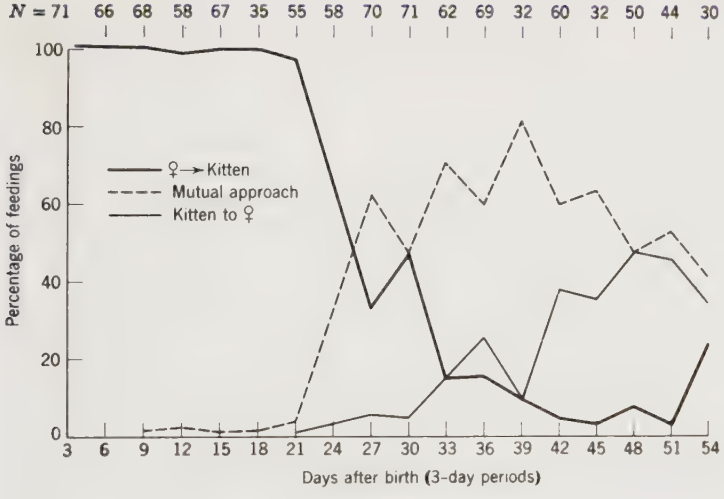



Abb.11 Auslösung des Säugens bei drei Katzenwürfen. Die Ergebnisse beruhen auf täglich zweistündigen Beobachtungen. N ist die Zahl der beobachteten Säugeakte für jeweils drei Beobachtungstage summiert (aus SCHNEIRLA, ROSENBLATT, TOBACH in RHEINGOLD 1963)

Die 4. natürliche Entwicklungsperiode, von SCOTT und MARSTON (1950) als juvenile Periode bezeichnet, beginnt etwa mit der 9. bis 11.Lebenswoche und endet mit Eintritt der sexuellen Reife. In diesem Entwicklungsabschnitt fällt die 2. Dentition, die etwa zwischen dem 7.Monat und 8.Monat abgeschlossen ist und ausgewachsene Tiere kennzeichnet (WOLFF 1970, HUMMEL 1949).
Die Spielhandlungen werden seltener und die verhaltenseitigen Mutter-Kind-Beziehungen abgebaut. Von der Mutter ausgehend wird das Gynopädium (MÜNCHNER 1953) unter Einsatz diffus wirkender Verhaltensmuster und akustischer Signale aufgelöst. Mit etwa 7 Monaten gleichen sich Lautäußerungen juveniler und adulter Tiere. Sie sind nach dem auditorischen Eindruck nicht mehr unterscheidbar.

3.1.2. Eigene Befunde zur Ontogenese der Hauskatze

In der neonatalen Periode wird das mütterliche Pflegeverhalten durch die von der Geburt ausgelöste hormonale Umstimmung stimuliert.
Trächtige Katzen zeigten auf Attrappenangebote von Jungtierlauten weder Suchverhalten noch anderweitige bedingte Reaktionen. Eine Ausnahme stellte Weibchen A III dar, das 7 Tage vor Geburt der eigenen Jungtiere ein fremdes rufendes Jungtier (4 Stunden alt) in seine Schlafkiste eintrug. Hier lag eine wirksame Kopplung zwischen optischem und akustischem Stimulus vor. Ähnliche Beobachtungen beschreibt HEINHAUSEN (1956).
Nach der Geburt der Jungtiere löste bei allen getesteten Müttern das Attrappenangebot gerichtetes Suchverhalten aus. Die eigenen Jungtiere im Nest wurden verlassen, um ein vermeintlich verlorengegangenes Jungtier zurückzuholen (Tab.2)
Im Extremfall führte das Spontanverhalten einer Mutterkatze (B I) zum Sprung auf die rotierenden Tonbandspulen.

[illegible] Reaktion der [illegible] auf [illegible] Angebot von Jungtierlauten ([illegible] 4 Tage alt)

| Situation | Reaktion |
| --- | --- |
| 10 Tage vor Geburt der eigenen Jungtiere | [illegible] keine spe[illegible] Reaktion |
| 5 Tage vor Geburt der eigenen Jungtiere | Ohrmuschelbewegung auf akustischen Reiz, keine spezifische Reaktion |
| 1 Tag vor Geburt der eigenen Jungtiere | Ohrmuschelbewegung, keine spezifische Reaktion |
| unmittelbar nach der Geburt der Jungtiere | verläßt Jungtiere auf [illegible], sucht Schallquelle auf |
| Jungtiere 4,9,12 Tage alt | verläßt Jungtiere im Nest, um vermeintlich verlorenes Jungtier zu suchen. |

[illegible] Befunde ergaben sich bei der Überprüfung des Verhaltens der Mäuseweibchen A III, A IV, B I, [illegible] und B IV auf das Angebot entsprechender Lautattrappen.

Diese Beobachtungen sprechen für die Ergebnisse von [illegible] und v. FRISCH (1952). Beide Autoren nehmen an, daß [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] zwischen den [illegible] und ihren [illegible] bestehen, da [illegible] anderer [illegible] [illegible] [illegible] (Hund-Katze) [illegible] und [illegible] [illegible] Verhalten ist [illegible] als Folge von [illegible] [illegible] [illegible], zu [illegible] sowohl die Hypertrophie und Atrophie von Instinkthandlungen, als auch die [illegible] [illegible] zu rechnen sind ([illegible]).

Im allgemeinen werden die Beziehungen zwischen [illegible] und gesäugtem Jungtier über die [illegible] der [illegible] hergestellt. [illegible] [illegible] zeigt [illegible]

dividualität als ein älteres Jungtier, es wird daher leichter fremde Muttertiere zu Pflegehandlungen anregen.

Die akustischen Signale eines Jungtieres lösten beim Mutterweibchen Zulaufen auf die Schallquelle aus. Nach positiver olfaktorischer Kontrolle wurde das wurffremde Jungtier meist sofort eingetragen. Weibchen A I trug ebenfalls wurffremde Neugeborene (Wurf A II) ein, die noch ohne spezifischen Nestgeruch waren. Die Jungtiere, Wurf A II, waren sofort nach der Geburt von ihrer Mutter entfernt worden. Die zu adoptierenden Jungtiere wurden dem Weibchen A I einzeln angeboten, da es darauf schneller und besser reagierte als bei gleichzeitigem Angebot aller fremden Jungtiere.
Weibchen A V lehnte das intensiv rufende Jungtier A V/4 nach olfaktorischer Kontrolle ab, zeigte Abwehrverhalten und fauchte gegen das Jungtier. Dieses wurde auch zu - mehrmaligem intensiven Scharren von Versuchsansteller in die Wurfkiste an Weibchen A V mit den Jungtieren eingesetzt.
Hier akzeptierte die Adoptivmutter das Jungtier nach intensivem Lecken, es trat keinerlei Abwehrverhalten auf. Ähnliche Hinweise auf die olfaktorischen Bindungen zwischen Mutter und Kind in der neonatalen Phase erbrachte ein Versuch zum Eintragen olfaktorisch markierter wurffremder Jungtiere. Jungtier A IV/3 wurde mit einer Mischung aus Menthol und Pfefferminzöl "verduftet" und in Sichtweite 2 m vom Nestplatz auf dem Boden plaziert. Die spontanen intensiven Lautäußerungen des Jungtieres lockten das Mutterweibchen an. Nach ausgiebiger Geruchskontrolle kehrte es zu den im Nest verbliebenen Jungtieren zurück und beleckte diese gründlich. Die fortwährende Vokalisation von Jungtier A IV/3 rief das Muttertier noch dreimal aus dem Nest, bewirkte aber nicht das Eintragen. Als das Jungtier nach 30 Minuten zu seinem Wurf-

geschwindern zurückgezogen wurde, beleckte Weibchen A IV alle Jungtiere sehr heftig.
Bei gleichzeitigem Angebot von eigenen und fremden Jungtier trug Weibchen A III das eigene Jungtier AIII/4 (2 Tage alt) nach olfaktorischer Kontrolle ins Nest zurück, wurde aber durch die intensive Lautgebung des fremden Jungtieres A II/5 (16 Tage alt) sichtlich beunruhigt, pendelte zwischen eigenem und fremden Jungtier außerhalb des Nestes und trug letzteres nach 7 Minuten doch noch in den Nestkasten ein.

Die o.g. Beobachtungen belegen die Schlüsselwirkung der akustischen Signale neonataler Jungen. Diese Laute sind durch Schrillheit, große Intensität und Bandbreite charakterisiert.
Ihre zeitliche Dauer liegt im Mittel zwischen 300 ms und 500 ms ( Abb.12 ).

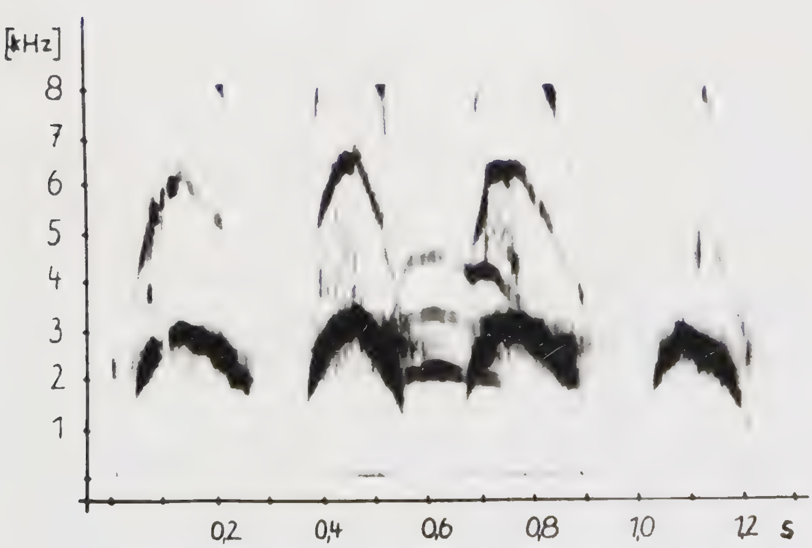



Abb.12 "Weinen des Verlassenseins"
Jungtier A IV/2 (4 Tage alt)

Innerhalb von heterotypen arhythmischen Lautfolgen (TEMBROCK 1967) sind deutlich Lautklassen in bezug auf die Lautlänge abgrenzbar. Die Pausenintervalle unterliegen einer breiteren Streuung. Bedingt durch die Instabilität des lauterzeugenden Systems könnte dieses Phänomen auch im Sinne einer Adaptationsverweilung beim Perzipienten wirken (Abb.13).

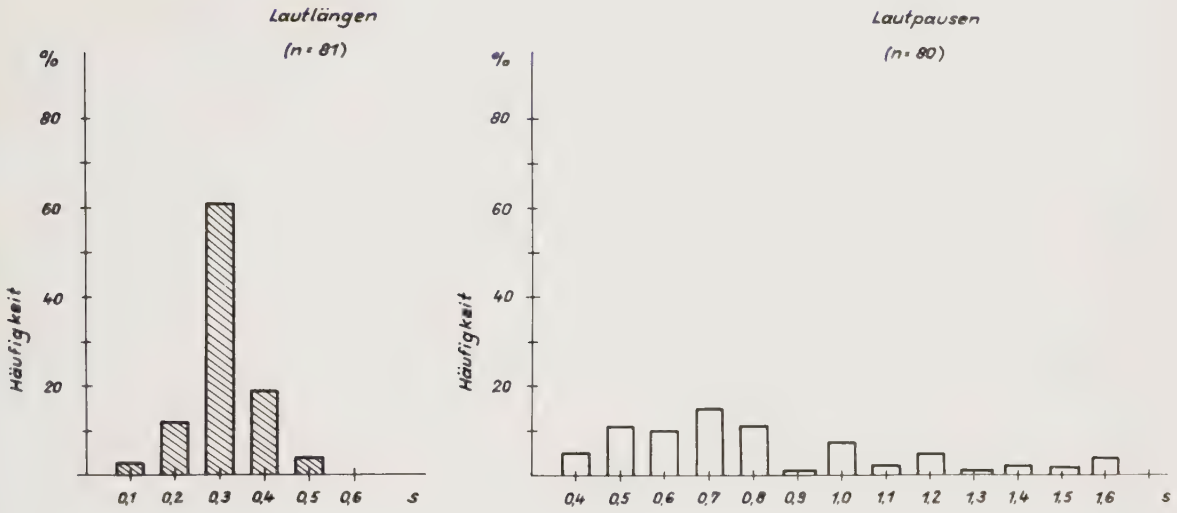



Abb.13 Häufigkeitsverteilung von Lautlängen und Pausenintervallen gleicher Dauer in heterotypen arhythmischen Lautfolgen von Jungtier A III/2, 3 Tage alt

Während der Nestlingsphase treten kurze clickartige Laute auf, die rhythmisch geäußert werden können und wahrscheinlich durch Zungenbewegung entstehen. Ihre Dauer wurde mit 2o ms, ihr Hauptfrequenzanteil mit 2-3 kHz ermittelt. (Abb.14).

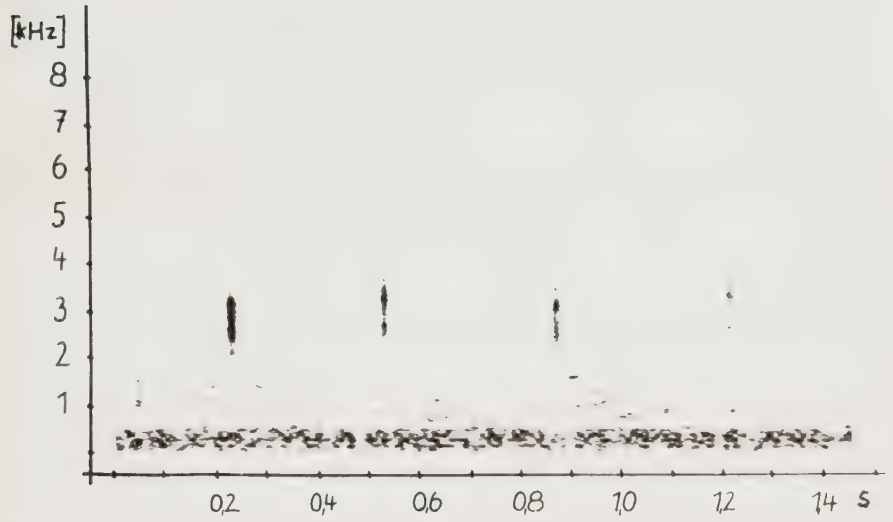



Abb.14 Ausschnitt aus einer Folge ultraakustischer Laute von Jungtier A VI/1, 2 Tage alt

Die Laute werden in homotypen Lautfolgen bis zu 5 Lauten geäußert und haben einen zeitlichen Abstand von durchschnittlich 300 ms. Sie sind bei allen Jungtieren in der neonatalen Periode zu beobachten.
Abwehrlaute mit diffuser Wirkung wurde bei Jungtieren der Würfe A IV, V und B IV nach Berühren der Kopf- und Nasenregion ausgelöst. Bei weit geöffneten Maul wurden stoßhafte Pauscher von geringer Intensität emittiert.
In der Übergangsphase ist bei den Jungtieren zwischen dem 12. und 14. Lebenstag die volle Funktionstüchtigkeit des akustischen Kanals erreicht. Durch akustische Reize wird der Ohrmuschelreflex ausgelöst (ZIPPELIUS 1956). Im Alter von 21 Tagen beantworteten alle Jungtiere von Wurf A IV Lautäußerungen ihrer eigenen Mutter mit einer signifikant größeren Lautgabe (Chi-Quadrattest $p = 0,05$).

Ebenso war die Lautäußerung der Jungtiere innerhalb von 15 s nach Attrappenangebot in Reaktion auf die Mutter signifikant höher ($p \leq 0{,}05$) als in Vergleichsexperimenten mit adäquaten Lautattrappen eines fremden Muttertieres (Tab.3). Die Jungtiere sind also in der Lage, ihre Mutter akustisch von anderen Muttertieren zu differenzieren.

Tab.3 Akustische Reaktion der Jungtiere Wurf A IV während und nach Attrappenangebot eigener (A 1) und fremder (A 2) Muttertierlauten

| Jungtiere | während A 1 | 15 s nach A 1 | während A 2 | 15s nach A 2 |
|---|---|---|---|---|
| 1 ♂ | 12 | 8 | 4 | 3 |
| 2 ♂ | 10 | 7 | 11 | 3 |
| 3 ♂ | 13 | 9 | 7 | - |
| 4 ♂ | 12 | 6 | 9 | 5 |
| 5 ♀ | 12 | 9 | 10 | - |

In der lautlichen Entwicklung schwinden die typischen Signale des Verlassenseins zum Ende der Übergangsphase. Diese Laute wirken aber etwa bis zur beginnenden Dentition auf das Mutterweibchen alarmierend.
Auf physische Belastung treten Lautformen auf, die in ihrem Signalverlauf bereits große Ähnlichkeit mit den älterer Jungtiere und adulter Tiere aufweisen.

Konnte Schnurren nur vereinzelt in der neonatalen Periode bei Jungtieren beobachtet werden (WEISS 1952), tritt es um den 2o.Lebenstag häufiger auf (Abb.15). Es unterliegt dem Atemrhythmus und wird ex- und inspiratorisch, wahrscheinlich im Kehlkopf durch Stimmlippenbewegung, erzeugt (HUNSEL 1949, 1956, [illegible] 1958).

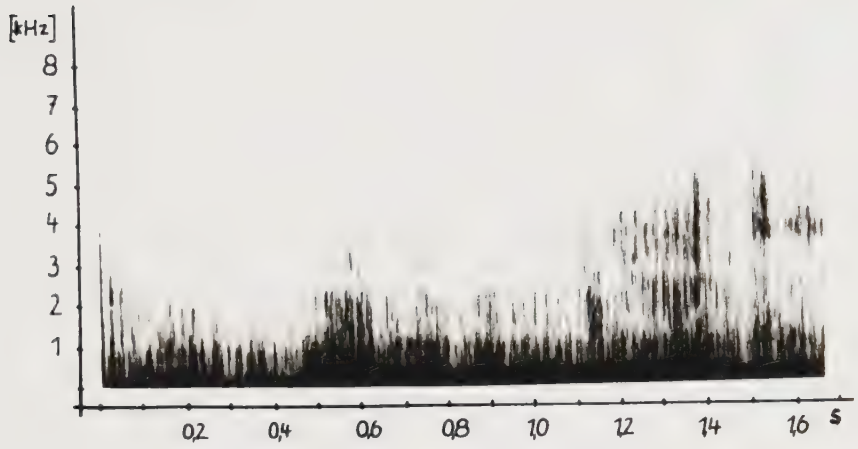



Abb.15 Klangspektrogramm des Schnurrens

Die Lautstärke des Schnurrens scheint altersabhängig zu sein. Junge Katzen schnurren lauter als alte. Der Einfluß von Alter und Geschlecht auf die Struktur des Schnurrens der Katze ist bedeutungslos. Im allgemeinen tritt Schnurren in Gegenwart von Artgenossen auf, z.B. im Mutter-Kind-Kontakt oder bei Anwesenheit des menschlichen Kumpans, es ist sozial positiv gebönt. (LORENZ 1935).

Mit dem Durchbruch des Milchgebisses beginnen die Jungkatzen mit der selbständigen Aufnahme fester Nahrung. Schon vorher, wenn die Jungtiere etwa 3 Wochen alt sind und noch voll gesäugt werden, trägt das Muttertier kleinere Beutestücke an den Nestplatz, die sie dort selbst - häufig unter Knurren - verzehrt. Ist das Milchgebiß funktionsfähig (Abb.16, s.Foto), wird die durch-

schnittliche Gewichtszunahme pro Tag eine deutliche Vergrößerung auf. Ähnliche Beobachtungen machte HERTER (1953) an Iltissen. Das Geburtsgewicht der jungen Katzen lag zwischen 85 und 130 g, männliche Tiere waren in der Regel schwerer als weibliche. Die geschlechtsspezifische Gewichtsdifferenz blieb während der gesamten Reifung in etwa konstanter Relation bestehen.

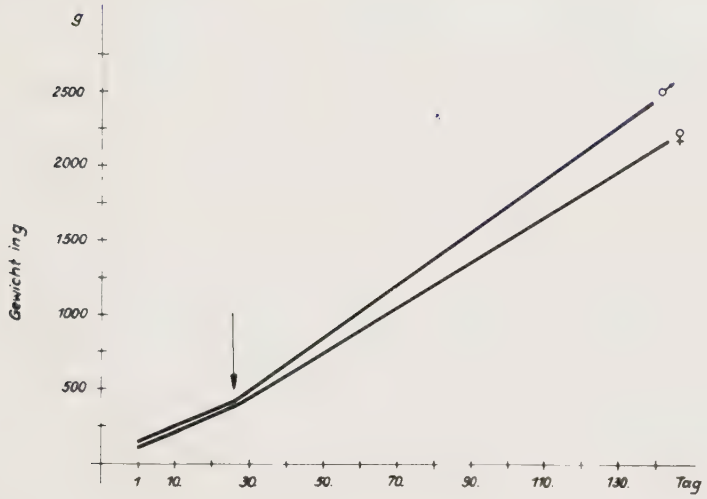



Abb.16 Physisches Wachstum ( Gewicht ) als Funktion des Alters für Wurf A IV

Die 3.Periode der sozialen Anpassung ist von hoher spielerischer und lokomotorischer Aktivität gekennzeichnet. Die Abb.17 zeigt die Verteilung einiger typischer Verhaltensweisen von Jungkatzen im Alter von 44 bzw. 59 Tagen. Die Verhaltensäußerungen wurden während eines achtstündigen Beobachtungszeitraumes in Abständen von 5 Min. registriert, für jeweils 2 Stunden zusammengefaßt und prozentual auf den Erwartungswert

bezogen. Dieser gründete sich auf die Voraussetzung der gleichen Auftrittswahrscheinlichkeit aller ausgewählten Verhaltensweisen pro Zeiteinheit (jede quadratische Fläche der Abbildung entspricht einem Beobachtungswert von 100%).

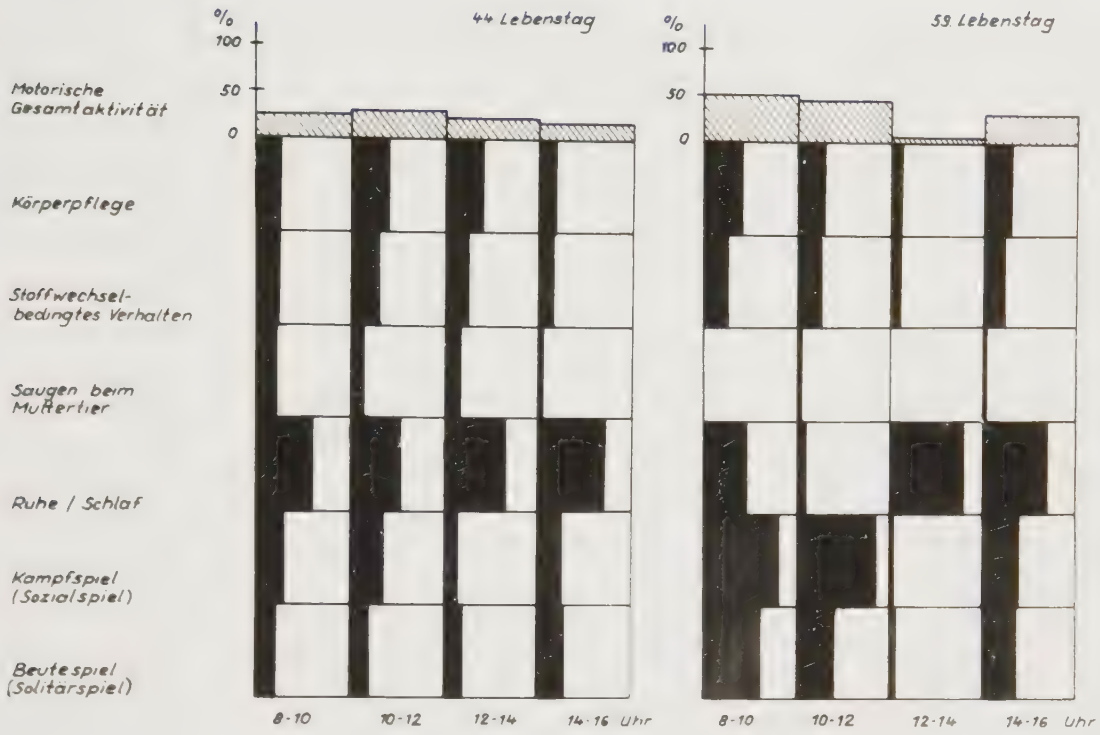



Abb. 17 Anteil ausgewählter Verhaltensweisen an der Aktivität von Jungkatzen im Alter von 44 bzw. 59 Tagen. (Einzelheiten im Text)

Zu Beginn der Periode der sozialen Anpassung Verhalten Jungkatzen (W A II) im Alter von 44 Tagen über Mittag mäßig verteilte Ruhephasen. Die Spielaktivität, vorwiegend auf Kampf- und Beutespiele, ist in Vergleich zu 59 Tage älteren Tieren wesentlich geringer.

Im Verlaufe des Tages wird das Mutterweibchen häufiger zum Säugen aufgesucht. Die motorische Gesamtaktivität bleibt unter der 59-tägiger Jungkatzen.
Im Alter von 59 Tagen ist die Entwöhnung fast vollständig abgeschlossen. Beute- und Kampfspiele haben einen großen Anteil an der Gesamtaktivität der Tiere. Ausgesprochene Ruhe- und Aktivitätsphasen wechseln einander ab. Mutterweibchen und Jungtiere stehen in ständiger Kommunikation. Die Interaktionen sind auf den optischen, mechanischen (akustisch und taktil) und chemischen Kanal bezogen. Physischer Stress (z.B. Festhalten der Jungtiere) löst intensive Lautgebung mit starken Abwehr- und Befreiungsversuchen aus.
Spezifische Lautformen treten im Zusammenhang mit Beuteerwartung und Futterbetteln auf ( vgl. 3.5.3. )
Von der Beute induziertes Knurren der Jungtiere gegenüber den Wurfgeschwistern wirkt distanzregulierend bei der Nahrungsaufnahme.
Die neonatalen Lautäußerungen sind völlig geschwunden, adulte Verhaltensweisen zeichnen sich in spielerischer Form ab.

## 3.2. Frequenzgrenzen und Frequenzspektren im Lautrepertoire von Felis catus L.

Neben dem optischen und chemischen Kanal wirkt der akustische Kanal im Dienste der Informationsübertragung. Lauterzeugung ist an spezifische Körperstrukturen gebunden und erfordert adäquate Organe für Schallperzeption. In der Regel stehen Schallemission und -wahrnehmung in enger, auch phylogenetisch wichtiger Wechselbeziehung, da bei der Entwicklung von Lautäußerungen die [illegible] produktion rückwirkend den Hörbereich [illegible] beeinflußt (TEMBROCK 1963).
SCHWARZKOPFF (1960) postulierte die Hypothese, daß das Tier in dem gleichen Bereich hört, in dem es Laute hervorbringt und daß es zwischen Lauten mit [illegible]

sehen Unterschieden. Vom Lebewesen wird je nach Art nur ein bestimmtes Frequenzband wahrgenommen, das den arteigenen Lauten zu entsprechen pflegt. Außerdem verfügen Tiere über artspezifische Leistungsgrenzen ihres akustischen Organs.
So findet man die obere Hörgrenze bei der Hausmaus (Mus musculus) um 90 kHz, beim Tümmler (Tursiops truncatus) um 153 kHz, bei der Fledermaus (Myotis emarginatus) zwischen 175 und 400 kHz (SCHRIEVER 1967). In Reiz-Dressur-Versuchen bestimmten NEFF und HIND (1955) die obere Hörgrenze der Katze mit Werten bei 60 kHz. WEVER, VERNON, RAHM und STROTHER (1958) leiteten Cochlea-Potentiale bei Frequenzangebot bis 100 kHz ab. Die der Schallproduktion synchronen Cochlea-Potentiale bestehen aus 2 Komponenten, dem Mikrophon-Effekt und der nervösen Komponente. Der Mikrophon-Effekt unterliegt praktisch keiner Adaptation und tritt ohne meßbare Latenzzeit gegenüber dem Reizbeginn auf. Die nervöse Komponente verringert sich bei Dauertönen und zeigt eine deutliche mittlere Latenzzeit von etwa 0,5 ms gegenüber dem Einsatz des Reizes (BUNKHARDT 1971).

Die eigenen Messungen zum oberen Frequenzbereich in der Vokalisation der Hausratte wiesen für das juvenile Tier Oberschwingungen bis 100 kHz aus, für das adulte Tier lagen die Ergebnisse unter den geschilderten Meßbedingungen (2.3.1.) bei 40 kHz.
Somit bestätigte sich für die Hausratte die Annahme von SCHWARTZKOPFF, nach der Hörfähigkeit und Lautproduktion bei vielen Tierarten in unmittelbarer Relation stehen.
Im Rahmen der Informationsübertragung kommt den einzelnen Frequenzen eine unterschiedliche Bedeutung zu. Die Analyse einer natürlichen Lautfolge des juvenilen Tieres (17 Tage) belegt eine große frequenzabhängige Variation der Intensität von Einzellauten (Abb.18), wobei die pro-

zentralen Häufigkeiten der relativen Pegelmaxima mit 57% bei 1,6 kHz und mit 43% bei 2 kHz liegen. Die Werte sind normal verteilt (vergl. Abb.25, S.57)

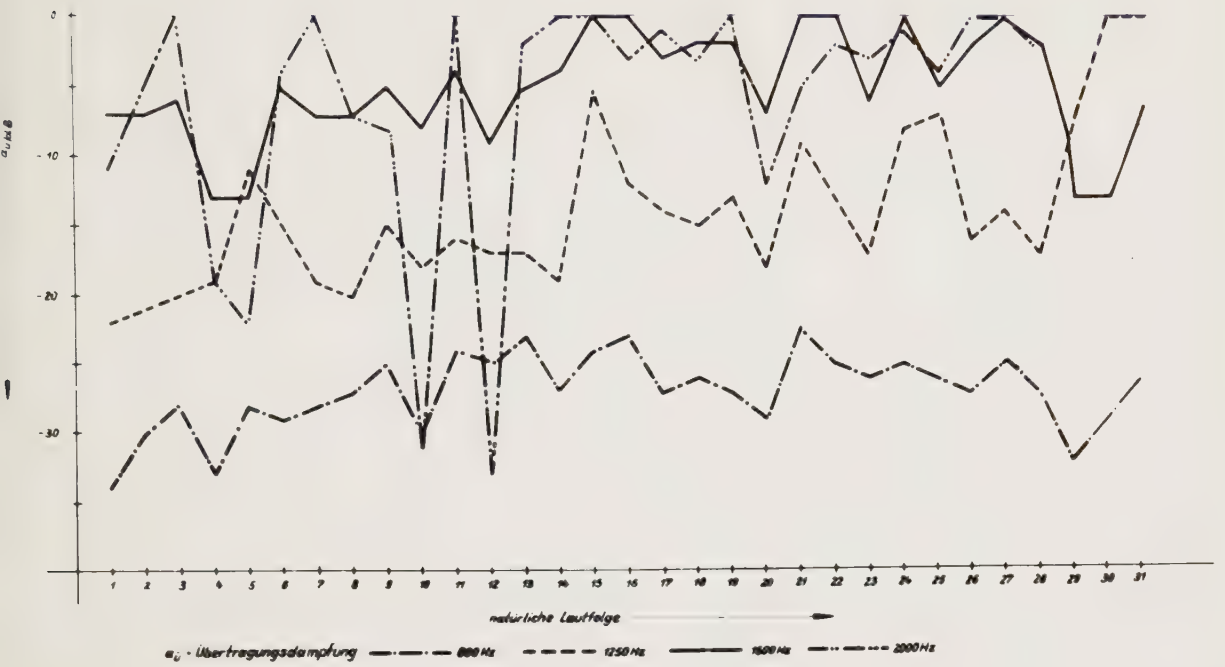



Abb.16 Übertragungsdämpfung ausgewählter Frequenzen von 800 Hz, 1250 Hz, 1600 Hz und 2000 Hz in der Lautfolge des juvenilen Tieres

Das Jungtier befand sich zum Untersuchungszeitpunkt in der 2.Entwicklungsperiode, der Übergangszeit, in der die Laute des Verlassenseins noch Alarmfunktion für den Mutterrufbuhen haben und das Eintragen des Jungtieres durch die Mutter auslösen. Die Intensitätsschwankungen von Laut zu Laut können ein Mechanismus der akustischen Adaptationsvermeidung sein. Sie beruhen teilweise auf der noch unzureichenden Stabilität des lauterzeugenden Systems. Jungtieren werden von ihren Müttern nur eingetragen, wenn ihr Schreien ein

wirksam hohes Maß erreicht (SCHNEIRLA 1963). Verliert der Jungtierruflaut seine akustische Prägnanz und Auslöserfunktion für das Muttertier, so ist die Überlebenschance des Jungtieres stark gemindert.

Die Abb. 19,2o verdeutlichen für das juvenile [illegible] Maß der Übertragungsdämpfung im Frequenzbereich zwischen o,4 kHz und 2o kHz. Von Laut zu Laut liegen starke Intensitätsänderungen vor.

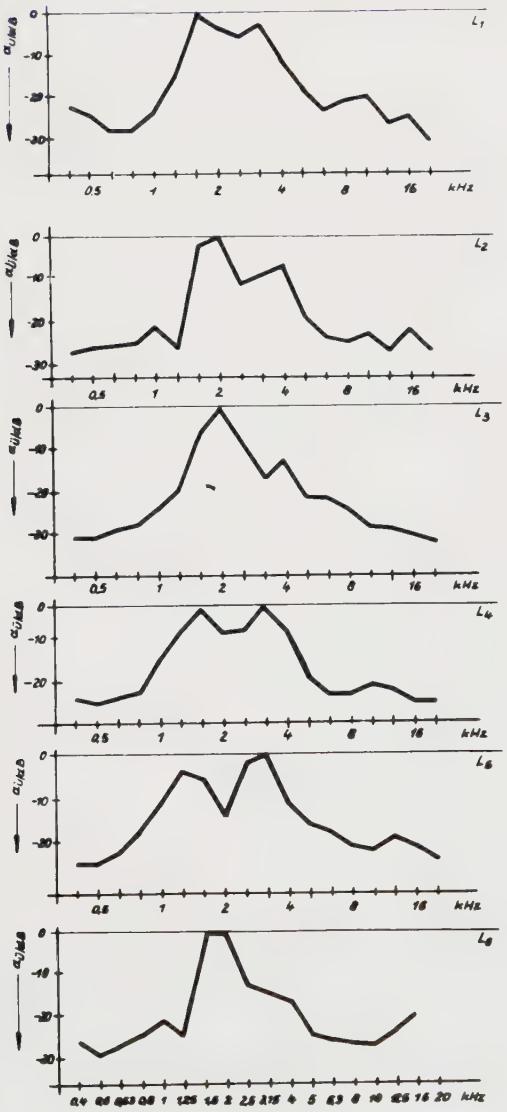



Abb.19 Frequenzanalyse der Laute des juvenilen [illegible]
(Laute 1-6 der analysierten Lautfolge, [illegible])
Ordinate: Übertragungsdämpfung a in dB
Abszisse : Frequenz in kHz; logarithmisch geteilt

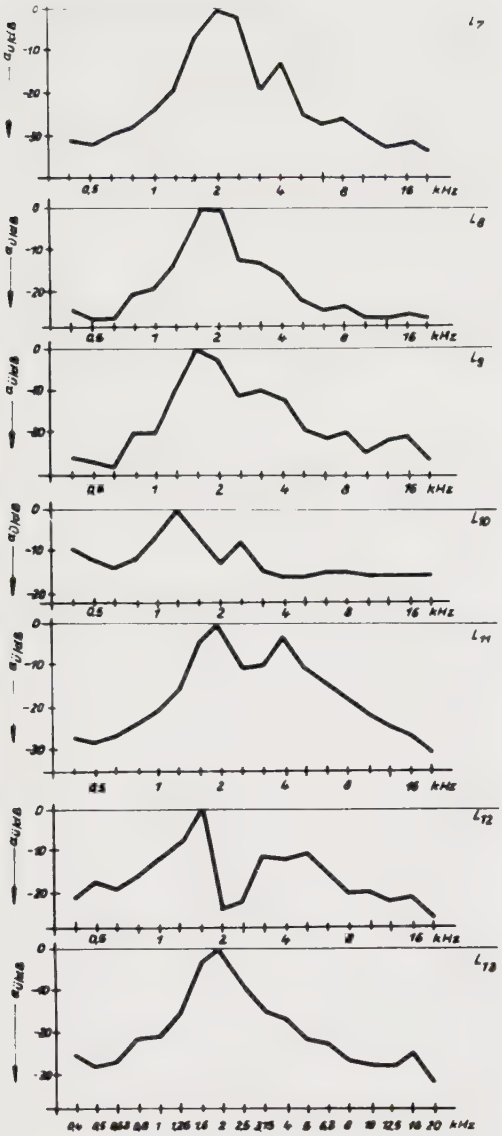



Abb. 30 Frequenzanalyse der Laute des juvenilen Tieres (Laute 7-13 der analytischen Reihenfolge, s. Abb. 29)
Ordinate: Übererregungsdarstellung $a_{ij}$ in dB
Abszisse: logarithmisch geteilt, Frequenz in kHz

Die Frequenzanalyse der Lautfolge des adulten Tieres ergab eine größere Konstanz in [illegible] frequenzbezogenen Intensitätsverlauf (Abb.21)

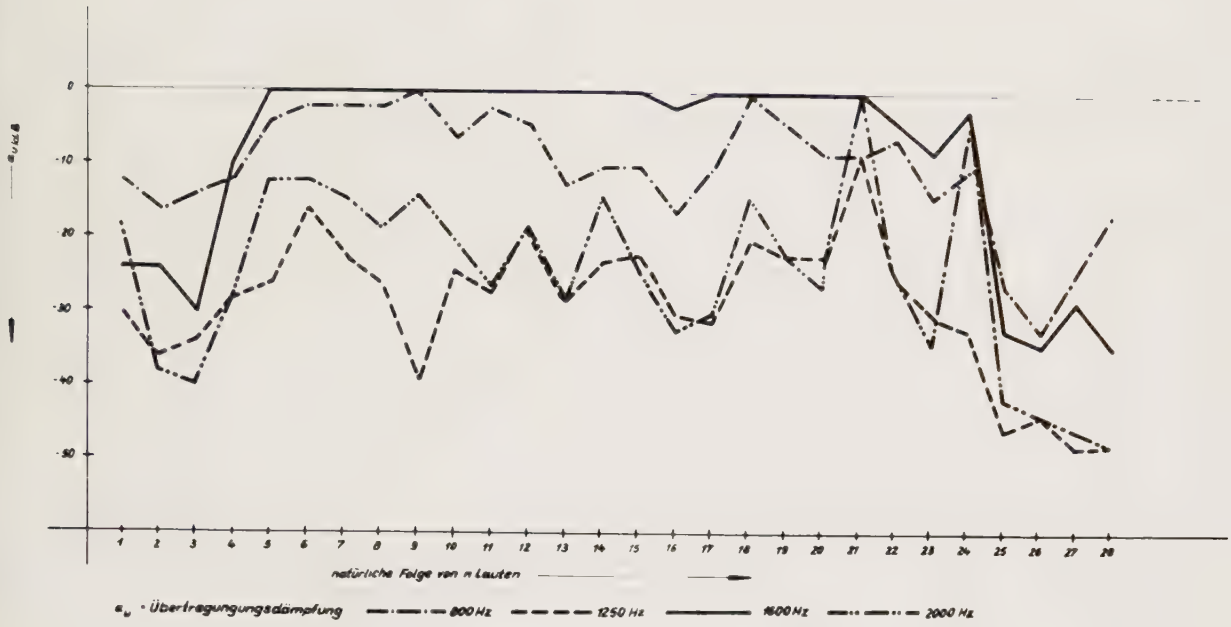



Abb.21 Übertragungsdämpfung ausgewählter Frequenzen von 800 Hz, 1250 Hz, 1600 Hz und 2000 Hz in der Lautfolge eines adulten Tieres.

In der aktuellen Meßsituation stand das Tier unter Stresseinwirkung, dabei trug der innere Zustand, die Motivation oder innere Handlungsbereitschaft zur Ausprägung des Intensitätsverlaufen innerhalb der Lautfolge bei.

In den Lautäußerungen adulter Katzen weisen Langfolgen (TEMMROCK 1967) auf die Beteiligung des emotionalen Systems hin. Für Spontanlaute, die häufig in Kurzfolgen geäußert werden, ist eine noch geringere Schwankungsbreite der Intensität zu vermuten. Sie würde den

Gegensatz zur adaptationsvermeidenden Tendenz juveniler Laute noch stärker betonen. Da aber für den Vergleich identische Umwelt- und Meßbedingungen eingehalten werden sollten, verzichtete ich in diesem Zusammenhang auf die Analyse von Spontanlauten aus der ungestörten Umwelt der Tiere.

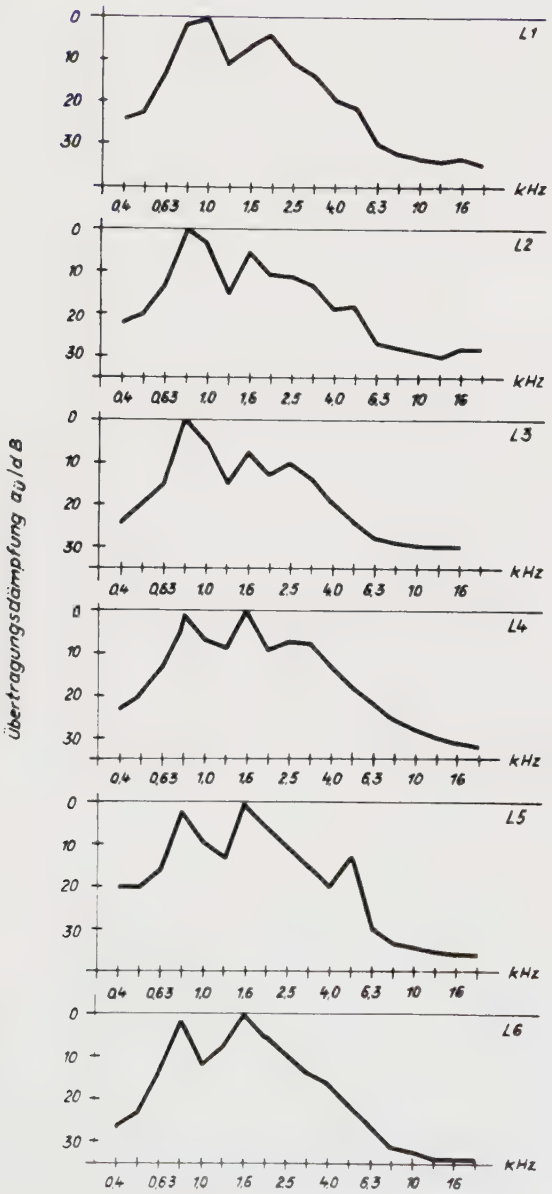



Abb.22 Frequenzanalyse der Laute des adulten Tieres (Laute 1-6 der analysierten Lautfolge s.Abb.21)

Die Abbildungen 22, 23, 24 belegen nochmals die stärkere Nivellierung der Intensitäten in den analysierten Lauten des adulten Tieres.

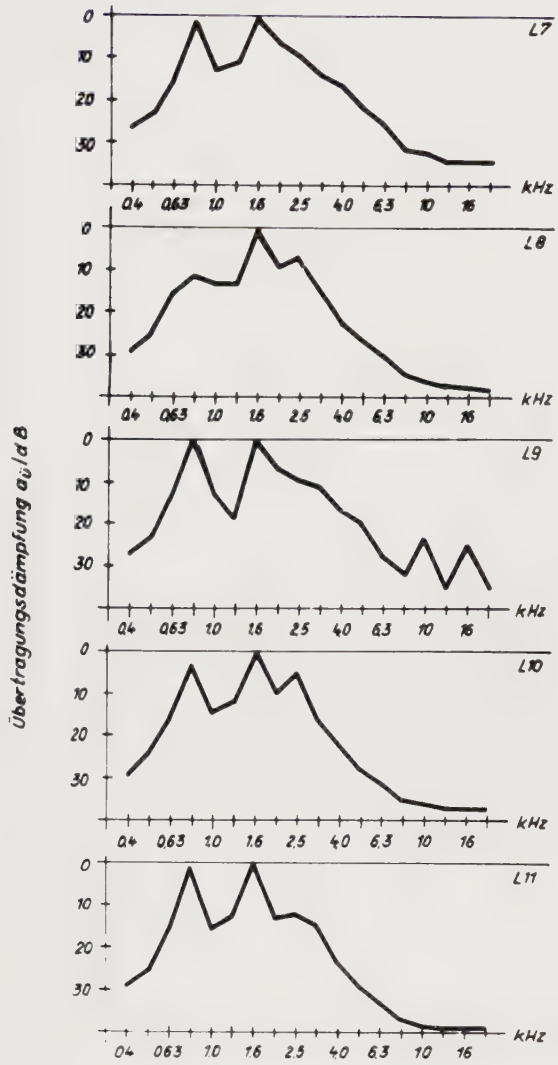



Abb.23 Frequenzanalyse der Laute des adulten Tieres
Laute 7-11 der analysierten Lautfolge,
(s. Abb.21)

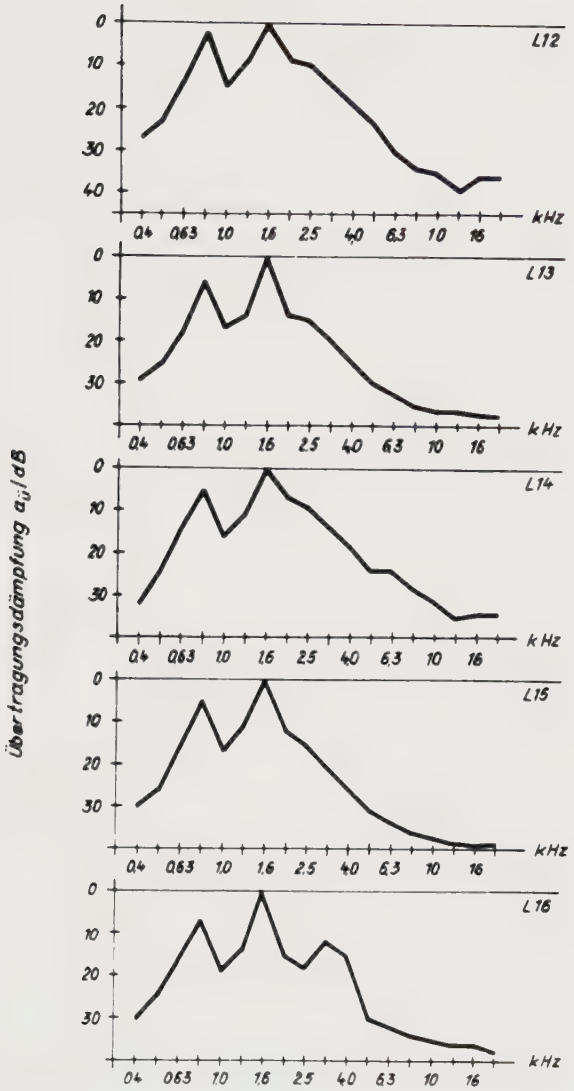



Abb.24 Frequenzanalyse der Laute des akustrom [illegible]
(Laute 12-16 der analysierten Lautfolge,
s.Abb.21)

Die prozentualen Häufigkeiten der relativen Begrenzung in den analysierten Lauten des akustischen Stroms sind mit 25% bei 800 Hz mit 74% bei 1600 Hz ermittelt worden (Abb.25). Sie unterliegen der Normalverteilung.

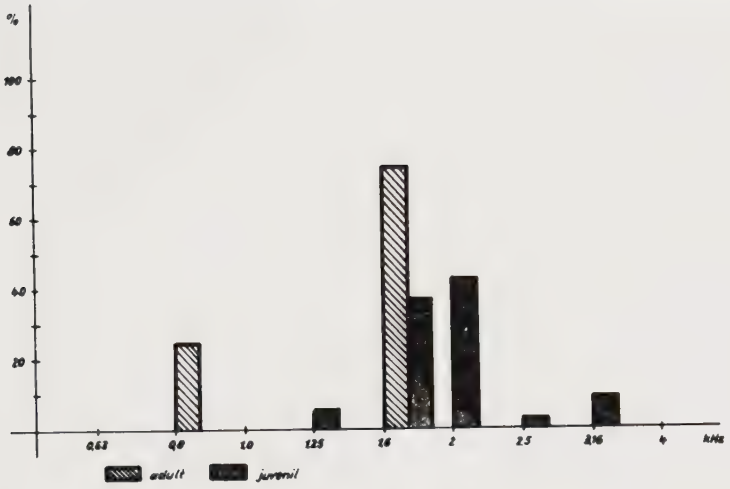



Abb.25 Prozentuale Häufigkeitsverteilung der relativen Pegelmaxima für die analysierte Lautfolge des juvenilen und des adulten Tieres.

Mit zunehmendem Alter der Tiere verlagern sich die Intensitätsmaxima in tiefere Frequenzbereiche (HÄRTEL, im Druck). Die in Dezibel gemessene Übertragungsdämpfung in den Lauten des juvenilen Tieres ist wesentlich geringer als in den Lauten des adulten Tieres, (Abb.26, S.56). Sicher sind dabei auch morphologische Reifungsprozesse (z.B. Stimmbandlänge) von Bedeutung.

Die geringere Übertragungsdämpfung der akustischen Signale des Jungtieres schließt eine größere Wirkung ins Distanzfeld ein [1]. Sie bekommt so arterhaltenden Wert, da die Mutterkatze in der Pflegephase auf das intensive Schreien der Jungtiere mit dem Eintragen der Jungen ins Nest anspricht.

1) Eine Vergrößerung der Übertragungsdämpfung um 10 dB entspricht einer Minderung um 50% in der Lautheit eines akustischen Signales (REICHARDT 1954).

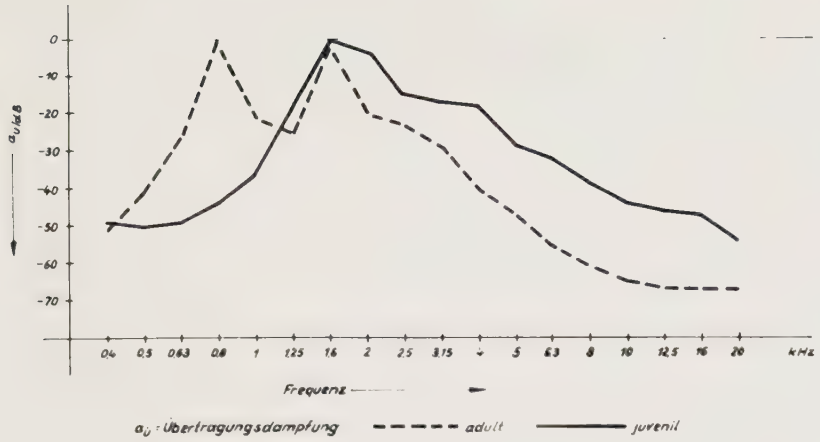



Abb.26 Frequenzabhängige Übertragungsdämpfung $a_ü$ der analysierten Lautfolge des juvenilen und adulten Tieres.

Gewöhnlich äußert bei vielen Vögeln und Säugern mit ausgeprägten Mutter-Kind-Beziehungen das Jungtier einen Not- oder Isolationsruf, wenn es von seiner Mutter oder seinen Eltern getrennt wird. In Reaktion auf diesen Laut nähern sich die Eltern dem Kind, dieses folgt ihnen, wenn seine Motorik ausreichend entwickelt ist ( HINDE 1961 ). Junge Katzen mit noch unsicherer Bewegungskoordination werden vom Muttertier in Tragestellung zu den Wurfgeschwistern zurückgebracht.

## 3.3. Beobachtungen und Meßergebnisse zum Auftreten von Ultraschall

Je nach Beschaffenheit des Nestplatzes verlassen die Jungtiere zwischen dem 25. und 30. Lebenstag erstmalig das Nest und versuchen, mit noch unsicherer Motorik die nähere Umgebung des Nestes zu erkunden. Diesen Tag

versuchen bereitet die Muttertier anfangs ein schnelles Ende. Sie packt das Jungtier mit den Zähnen am Nakken und holt es wie in der [illegible] Entwicklungsphase in das Nest zurück.
Später folgt die Katze den Bewegungen des Jungtieres mit Kopfwenden, verstärkter Ohrmuschelbewegung und mit Lautäußerungen. In dieser Phase der Jugendentwicklung wurde bei Jungtieren ( Wurf A V ), die in einer reich gegliederten Umwelt von ihrer Mutter aufgezogen wurden, wiederholtes Maulöffnen ohne hörbare Lautanteile beobachtet. Die Bewegung der Flankenmuskulatur ließ auf eine Phonation schließen. Das "tonlose" Maulöffnen trat im Wechsel mit hörbaren Lauten geringer Intensität auf. Auf diese Verhaltensäußerung reagierte das Muttertier mit Ohrmuschelbewegung, mit Maulöffnen ohne hörbare Lautanteile, mit Kontaktlauten oder lief direkt zum Jungtier.

Die Ergebnisse zur Bestimmung des oberen Frequenzbereiches in den Lautäußerungen der Katze (s. 3.2., S. 48) wiesen auf wesentliche Komponenten im Ultraschallbereich hin. Daraus wurde die Arbeitshypothese abgeleitet, daß Katzen Laute erzeugen können, die nur dem Ultraschall angehören. Diese Hypothese wurde gemäß der bereits erläuterten Methode (s. 2.3.3., S. [illegible] ) überprüft.
Unter den gegebenen Versuchsbedingungen konnte eine gleichzeitige Zuordnung von Maulöffnen und durch Ultraschall ausgelöste Impulse auf dem [illegible] nachgewiesen werden. Die Frequenzbestimmung ergab für die Jungtiere reine Ultraschallaute, d.h. ohne hörbare Anteile im Bereich um 30 kHz, für das Muttertier um [illegible] kHz. Die zuvor aufgestellte Arbeitshypothese wurde durch Messungen verifiziert.
Beobachtungen an Jungtieren des Wurfes B IV bestätigten das Auftreten "tonloser" Lautäußerungen ab 26. Lebenstag. Mit diesen Ergebnissen wäre ein Hinweis auf mögliche eigene Ortung in der Phase der Jungenaufzucht gegeben.

Der biologische Sender ermöglicht mittels Ultraschall über den akustischen Kanal eine exakte Ortsangabe, die sich aus der Richtcharakteristik des Ultraschalls ergibt. Um physikalisch ein Echo gut lokalisieren zu können, sind kurze Wellen wichtig, deren gradlinige Ausbreitung und Reflexion wenig durch Beugung gestört wird.

Die Frage, welchen Frequenzen im Ultraschallbereich eine besondere informationshrugende Funktion zukommt, war nicht Gegenstand der Untersuchung. Möglicherweise existiert hier auch ein empfindlicher Frequenzbereich. Nach BROWN (1971) besteht kein Zweifel, daß die Rodentiaarten Apodemus sylvaticus,L. , Clethrionomys glareolus SCHREBER und Meriones shawi DUVEY für gewisse Frequenzen des Ultraschallbereiches besonders sensibilisiert sind. Maxima treten bei Apodemus bei 13 kHz - 20 kHz und bei 50 kHz - 65 kHz auf, bei Clethrionomys bei 16 kHz - 17 kHz und bei 45 kHz - 55 kHz und bei Meriones bei 10 kHz - 15 kHz und 35 kHz - 45 kHz.
Die Ergebnisse basieren auf Ableitungen von Cochlea und Colliculus inferior. Eine ähnliche spezifische Reaktionsfähigkeit bei anderen Rodentia, die Ultraschall emittieren, scheint möglich, müßte aber einer eingehenden Untersuchung zugeführt werden.

Bei Carnivoren ist die Bedeutung der Ohrmuscheln für die Ortung akustischer Reize bekannt. Die Ohrmuscheln, speziell die Ohrtaschen, verbessern das Richtungshören durch ihr Innenrelief, das an der Erzeugung von Richtcharakteristiken beteiligt ist ( KNUDSEN 1957, 1958, TEMMNOCK 19[illegible] SCHRIEVER 1967 ).
Neben der Beobachtung von Ultraschallemission in der Fluchter Erkundung wurde diese Lautgebung auch bei Kontakt- und Beißspielen neunwöchiger Jungtiere registriert. Sie trat vor dem eigentlichen spielerischen Zubeißen auf und wurde bei weit geöffnetem Maul emittiert.

Adulte Tiere außerhalb der Pfle[illegible] verfügen eben-
falls über diese "toulose" Lautäußerung, die ein Ultra-
schall nachgewiesen werden kann.
ZIPPELIUS und SCHNEIDT (1976) [illegible] den Ultraschall-
Laute bei jungen Mäusen ( Mus musculus domesticus BECHT.
Apodemus f.flavicollis MELCHIOR ). Das "Pfeifen des Ver-
lassenseins" ( LORENZ 1935 ) alarmiert die Mutter und er-
möglicht es ihr, das verlorene Jungtier auch über größe-
re Entfernungen zu orientieren und zu finden. Sie sucht den
rufenden Sprößling gezielt auf und trägt ihn ins Nest
zurück. Die Mutter reagiert noch auf diese Töne, wenn
wenn sie von den eigenen Jungtieren nicht mehr gehört
werden. Die Fähigkeit der Ultraschallproduktion bei Ju-
gendtieren geht mit dem Jugendlichen verloren, ist auch in
engem Zusammenhang mit dem Erwachen der Thermoregula-
tion zu sehen.
In Interaktionen zwischen Mutter und Kind festigt sich
das mütterliche Pflegeverhalten.
KULZER (1962) deutet für die kindliche Lautgebung von Te-
darieta condylura eine doppelte Funktion der Kommunika-
tion und der Orientierung an.
Wie GOULD (1969) feststellen konnte, zogen kurze Click-
laute von Spitzmausjungen die Mutter an, ihre Jungtiere
zum Nestplatz zurückzuholen.
In einer Untersuchung zur Kommunikation bei Fledermäusen,
bei denen Ultraschall im Dienste der Echoortung steht,
nimmt GOULD (1970) an, daß Laute zur Echoortung ontoge-
netisch von Kontext der Mutter-Kind-Kommunikation abge-
leitet werden könnten. Der akustische Output mit loko-
motorischer Aktivität gekoppelt wird durch auditorischen
Feedback modifiziert und liefert so die essentiellen Be-
dingungen für die Ontogenese eines Kommunikationssystems
(GOULD 1971). Das kommunikative Grundprinzip der Erre-
gungsanzeige hat sich dabei voneinander unabhängig bei
verschiedenen Säugerarten entwickelt.

## 5.4. Ermittlung des Amplitudenspektrums unter Verwendung der FOURIER - Analyse

Bei der Auswertung der Sonagramme wurde durch Vergleich mit genormten Grauwerttafeln (Farbregister TGL 21196) der Schwärzungsgrad als Maß für die Frequenz mit größter relativer Intensität innerhalb eines Lautes bestimmt. Um diese subjektive Bewertung auf ihre Gleichhaltigkeit zu überprüfen, wurde die Fourier-Analyse als mathematische Methode zur Bestimmung des Amplitudenspektrums eingesetzt.

Das Ergebnis weist eine gute Übereinstimmung mit den subjektiv bewerteten Meßergebnissen zur relativen Intensität im Sonagramm auf ( Abb.27 ).

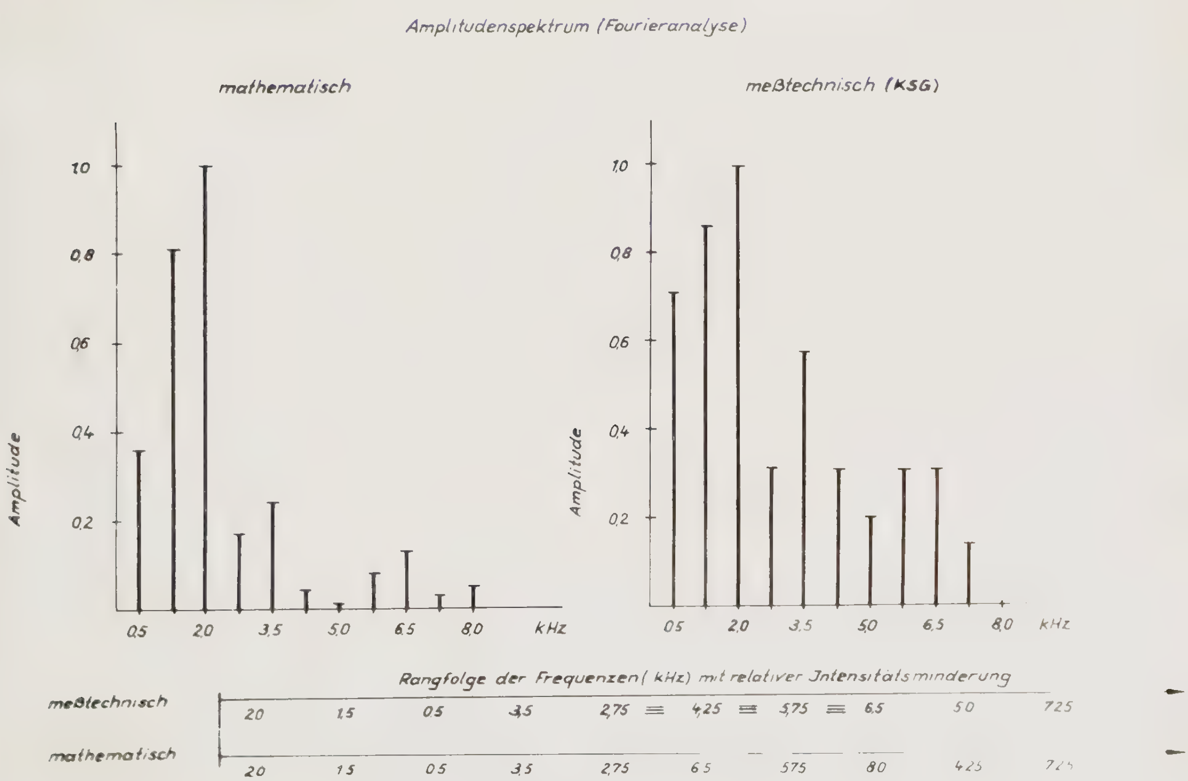



Abb.27 Vergleich des mathematisch und meßtechnisch ermittelten Amplitudenspektrums für Laut Nr 116 ( KSG: Klangspektrogramm, Sonagramm )

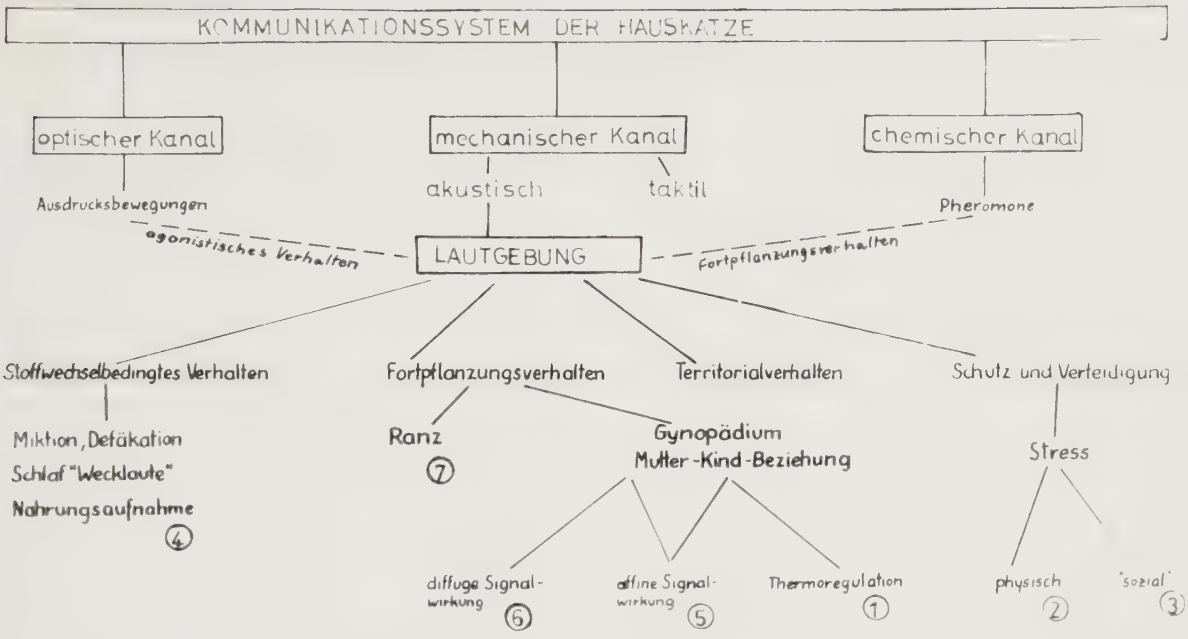
Geringfügige Abweichungen in den oberen Frequenzen beruhen auf den Vergleichsparametern, die die Bewertung der frequenzbezogenen relativen Intensität durch Bewertung des Schwärzungsgrades nach dem TGL-Prüfkeil der VVB Farben & Lacke vorgenommen wurde. Die entsprechenden Harmonischen konnten optisch nicht mehr als unterschiedlich differenziert werden.
Die Fourier-Analyse zur Bestimmung des Amplitudenspektrums belegt die subjektive Bewertung des Schwärzungsgrades innerhalb eines Sonagramms als stichhaltig und hinreichend.

## 3.5. Ergebnisse zur strukturellen Analyse von Katzenlauten

### 3.5.1. Pragmatische Bezüge für die situationsspezifische Auswahl des Lautmaterials

Bei der Analyse von Lauten in Dienste der Kommunikation ist ihre Ordnung einmal nach der Struktur und zum anderen nach der Funktion möglich ( TEMBROCK 1966 a ). Liegen eindeutig funktionsbezogene Laute vor, wird neben diesen ein "Rest" verbleiben, für den kein konkreter Funktionsbezug definiert werden kann.

Der Versuch einer Kopplung von pragmatischem und strukturellem Analyseansatz zur Ordnung von tierischen Lauten ist am Beispiel des Kommunikationssystems der Hauskatze vorgenommen worden. Ausgehend von der Funktion der Laute und ihrem situationsspezifischen Auftreten wurden sie hinsichtlich ihrer Struktur geprüft. Akustische Signale der Hauskatze lassen sich verschiedenen Funktionskreisen wie z.B. dem Fortpflanzungsverhalten, dem stoffwechselbedingten Verhalten, dem Territorialverhalten, dem Schutz- und Verteidigungsverhalten zuordnen (Abb.28).




1,2,3,...7 analysierte pragmatische Bezüge

**Abb.28** Einordnung ausgewählter pragmatischer Bezüge in das Kommunikationssystem der Hauskatze

Die nach physikalischen Kriterien (S.24) beurteilten Laute der Hauskatze sind 7 ausgewählten pragmatischen Bezügen (Situationen) entnommen worden, die durch verstärkte spontane akustische Aktivität gekennzeichnet waren. Die Analyse gilt für die Verhaltensbezüge, die ich auf Grund von Beobachtungen der Versuchstiere definierte.

Situation 1: Thermoregulation 1)
Unter der Auswirkung noch unzureichender Thermoregulation beginnen Jungtiere in den ersten Lebenstagen bei Herausnahme aus dem Nest oder wenn sie auf Grund der Nestbeschaffenheit aus dem Nest geraten, mit intensiver Lautgebung, die erst abklingt bzw. aufhört,

1) Die Reihenfolge entspricht keiner Wertung der Laute in ihrer Bedeutung für das Gesamtverhalten

wenn die Störgröße "Unterkühlung" kompensiert worden ist. Die geäußerten Laute haben Alarmfunktion für das Muttertier.
Die Intensität der Lautäußerungen außerhalb des Nestes ist mit der Fähigkeit der Wärmeregulation korreliert. Etwa bis zum 20.Lebenstag sind diese spezifischen Jungtierlaute recht häufig. Sie treten immer auf, wenn die Jungtiere in der neonatalen Periode und in der Übergangsphase "unfreiwillig" aus dem Nest gerät.

Situation 2 : Physischer Stress
Die Lautgebung wurde bei juvenilen und adulten Katzen durch mechanischen Zwang, d.h. durch Anheben der Tiere im Nacken- oder Rückenfell, provoziert. Etwa ab 55. Lebenstag war die akinetische Reaktionsstarre, in die Tiere jüngeren Alters beim Eintragen durch die Mutter verfallen, nicht mehr regelmäßig auslösbar. Unter intensiver zeitlich gedehnter Vokalisation versuchten sich die Tiere durch Kratzen und Beißen aus ihrer Zwangslage zu befreien. Mitunter verharrten sie stumm und apathisch.

Situation 3 : Sozialer Stress
Die zeitweilige Isolierung von Einzeltieren aus dem Gruppenverband löste besonders bei adulten Tieren Lautgebung aus. Für die entwöhnten Juvenilen konnte nicht immer eine sichere Zuordnung erfolgen. Der Analyse lagen nur eindeutig definierbare Laute zu Grunde. Kennzeichnend war, daß die Lautgebung der isolierten Tiere immer spontan, d.h. ohne jegliche physische Belastung von Seiten des Beobachters, erfolgte.

Situation 4 : Nahrungsaufnahme - Futtererwartung
Unter Auswirkung der stoffwechselbedingten Futtererwartung zeigten sowohl entwöhnte Juvenile als auch adulte Tiere eine erhöhte motorische und akustische Aktivität

die streng an die Fütterungszeiten geknüpft war. Die Fütterung erhielt hier Zeitgeberfunktion (ASCHOFF 195[illegible]). Für gefangengehaltene Tiere entfallen Funktionen wie Nahrungssuche, Feindvermeidung; das ursprüngliche Bewegungsbedürfnis kann sich dann in stereotypien äußern (HEDIGER 1961).
Die Jungtiere der Würfe A I und A II zeigten Anzeichen für solche Tendenzen im Zusammenhang mit Futtererwartung, sobald die Beobachtungsperson [illegible] Haltungsraum (kleiner Bodenraum) betrat. [illegible] die Tiere [illegible] größte Erregung und [illegible] Laute [illegible] und [illegible] bis zur beginnenden Fütterung.
Unter natürlichen Bedingungen gehaltener Katzen (Würfe B I – IV) äußerten unter Futtererwartung ähnliche Bettellaute, die definierte Situation der Futtererwartung ist also nicht nur als artifizielles Verhalten in Folge der Gefangenschaftshaltung anzusehen.

Situation 5 : Kontaktaufnahme – affine Signalwirkung
Im Verlauf der Ontogenese der Hauskatze gewinnt der akustische Kanal an Bedeutung bei der Ausbildung kommunikativer Mutter-Kind-Beziehungen. Signale mit affiner Wirkung unterstützen den [illegible] Kontakt zwischen Mutter und Jungtier.
Ein Teil dieser Signale tritt fast ausnahmslos in der Pflegephase auf, so z.B. spezielle Begrüßungslaute des Mutterweibchens bei Rückkehr zum Nest und gurrende Kontaktlaute, die nur im Nahfeld geäußert, häufig von physischem Kontakt (Belecken, Putzen) begleitet waren.
Veränderungen in der Lautäußerung bei Mutter und Jungtier im Verlauf der Ontogenese der Jungkatzen wurden in dieser Situation berücksichtigt.

Situation 6 : Defensivverhalten - Diffuge Signalwir - kung

Distanzvergrößernde (diffuge) Signale treten in Situationen auf, in denen Angriff oder Flucht bereits latent aktiviert sind. Das ist immer dann der Fall, wenn sich ein Individuum in einem bestimmten Verhaltenssyndrom, z.B. Jungenaufzucht, Beuteverhalten, befindet und ein anderes Individuum durch seine Annäherung zur Störgröße wird (TEMBROCK 1966 b).

Dominanz- und Defensivlaute werden von der Mutterkatze einerseits im Dienste der Jungenverteidigung vor meist adulten, fremden Artgenossen emittiert und werden andererseits wirksam im Rahmen der Familienauflösung, die normalerweise vom Muttertier ausgeht. Im Verhaltensbezug der Beuteverteidigung treten bei gemeinsam gehaltenen Tieren ebenfalls charakteristische Warnlaute auf, deren funktioneller Wert in der Distanzregulation bzw. in der Aufrechterhaltung der Individualdistanz liegt.

Situation 7 : Ranz

Innerhalb des Fortpflanzungsverhaltens tritt bei adulten Tieren eine verstärkte akustische Aktivität auf. Die Lautgebung übernimmt distanzvermindernde Funktion und unterstützt so die Annäherung der solitär lebenden Partner.

Die Lautgebung isoliert gehaltener Tiere in Fortpflanzungsstimmung wurde analysiert, der Kampfgesang rivalisierender Kater war nicht Gegenstand der Untersuchung.

3.5.2. Analyse von Lauten im Dienste des Funktionskreises Fortpflanzung

3.5.2.1. Katze

Katzen sind solitär lebende Tiere. Zwischen adulten Vertretern dieser Art entwickeln sich außerhalb der Fortpflanzungsperioden kaum soziale Beziehungen, wobei mit YOUNG (1946) unter Sozialverhalten jede gegenseitige Beeinflussung zweier oder mehrerer Individuen der gleichen Art verstanden wird.
Jede Katze besitzt ein recht weitläufiges Revier (WOLFF, LEYHAUSEN 1959), in dessen Besitz (= Ordnung) sie unabhängig von ihrer Körperstärke immer gegenüber eindringenden Artgenossen überlegen bleibt.
Im Rahmen des Fortpflanzungsverhaltens werden zahlreiche steuernde Mechanismen zur Annäherung und Synchronisation der Fortpflanzungspartner unerläßlich, um eine Reproduktion des genetischen Materials zu sichern.
Säuger bedienen sich vorwiegend olfaktorischer Stimuli bei der Sexualattraktion und -identifikation ( GLEASON, REYNIERSE 1969 ). Die apokrinen Zirkumanaldrüsen produzieren ein stark riechendes Sekret, das während der Paarungszeit der Anlockung und sexuellen Erregung dient, in Exkrementbeimischungen der Gebietsmarkierung. Die bei vielen Säugern verbreitete Analkontrolle durch gegenseitiges Beschnüffeln beruht auf der Sekretionstätigkeit dieser Drüsen. Bei der Analyse von Duftstoffen aus den Analdrüsen der Katzen wies MOSER (1971) iso-Valeriansäure als wirksamen Sexuallockstoff nach, damit ist auch das Verhalten von Katzen gegenüber Baldrian ( Valeriana officinalis ), in dem iso-Valeriansäure nachgewiesen werden konnte, erklärt. Zusätzlich verfügen Vertreter der Feliden, so auch die Hauskatze, über akustische Signale im Funktionskreis der Fortpflanzung.

Katzen unterliegen in ihrem Fortpflanzungszyklus einer deutlichen Periodik ([illegible] 56 a; KLINE et al. 1969; ROSENBLATT, ARONSON 1958).
In der proöstrischen Phase beginnt eine verstärkte sexuelle Aktivität isolierten Kätzinnen. Bei männlichen Tieren, deren Periodik weniger deutlich ausgeprägt ist, ist das "Spritzharnen" äußeres Anzeichen der Kopulationsbereitschaft, die von der Anwesenheit einer östrischen Katze weitgehend beeinflußt wird. Der Kater erreicht die volle Begattungsbereitschaft schneller als die Katze, die zunächst vor ihm flieht und ihm mit heftigen Tatzenhieben und unter lautem Kreischen, dem oft Fauchen folgt, abwehrt.
Es treten dabei Mischlaute auf, die durch Kombination verschiedener Laute entstanden sind und sozialen Funktionswert erhalten haben (TSCHANZ 1957, 1963).
Knurrschreien der Katze stellt eine successive Kombination von Knurren und Drohschreien dar. Zwei natürliche , voneinander unabhängige Lauttypen treten gekoppelt in einem neuen, wirksamen Signal auf. (Abb.29)

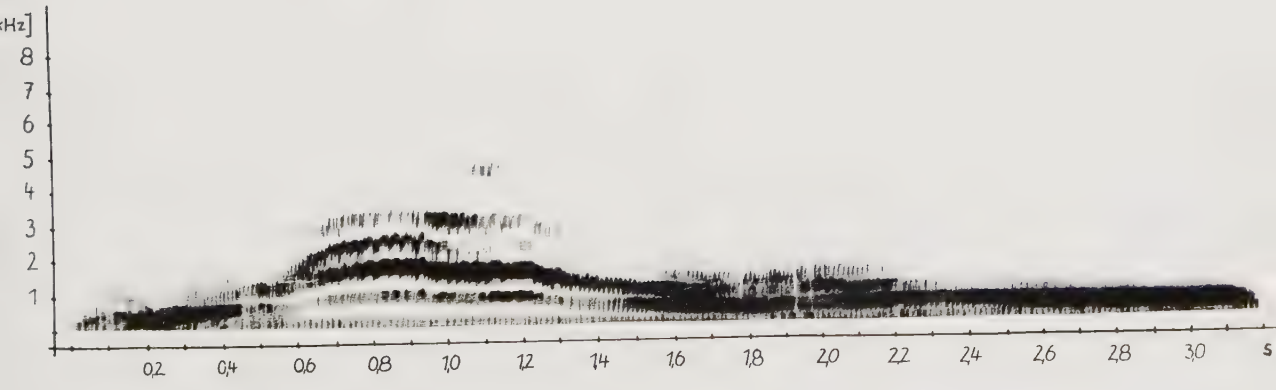



Abb.29 Knurrschreien der weiblichen Katze in Abwehr gegen männliches Tier

Beim Knurrschreien ist der Lauttyp sd (vgl.Abb.4o,S.7o) in die Knurrkomponente eingelagert. Durch die Kombination erhöht sich die Wirksamkeit der Einzelelemente des Mischlautes in Dienste der Lautregulation.
Neben diesen successiv kombinierten Lautformen lassen sich gar häufig simultan kombinierte Mischlaute, bei denen die Lautelemente gleichzeitig überlagert sind, abgrenzen (TEMBROCK, persönl.Mitteilung). Derartige kombinierte Lautformen [illegible] auf.

Knurrschreien ist ein typischer Dauerlaut, immer länger als eine Sekunde. Maximale Dauer wurden mit 3,3s ermittelt.
In seiner Anfangsphase wird der Laut bei leicht geöffnetem Maul phoniert, der Abstand der Harmonischen untereinander ist sehr eng. Er beträgt nun mehr als 1oo Hz, die maximale Intensität liegt zwischen 3oo bis 5oo Hz. Mit steigender Erregung treten Schreikomponente in Laut auf. Das Maul wird weiter geöffnet, der Abstand der Harmonischen in Andeutung infantiler Tendenzen vergrößert sich auf 25o Hz. Grund- und Hauptfrequenz sind nicht identisch, die Hauptfrequenz liegt bei 15oo Hz.
Dem Knurrschreien schließen sich Fauchen an, die im Sonagramm als aperiodische Signale ein Amplitudendichtespektrum aufweisen ( Abb.3o ) und als diffuse Laute ausgesprochenen Geräuschcharakter haben. (TEMBROCK 1967).

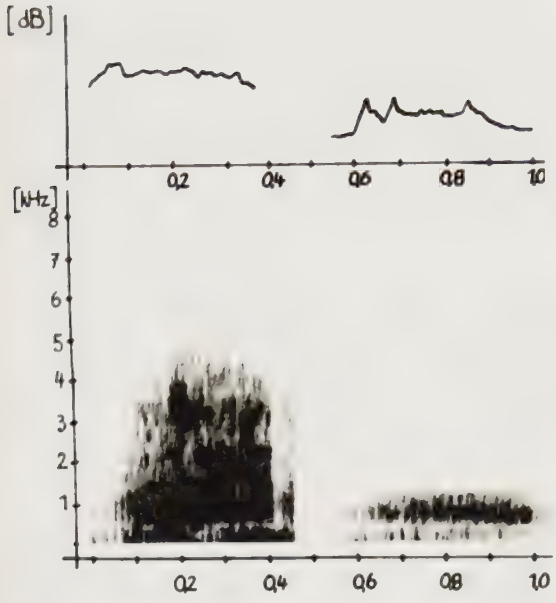



Abb.30 Fauchen der weiblichen Katze in Abwehr gegen männliches Tier

Im weiteren Verlauf des Östrus tritt bei der Katze "Kokettierflucht" auf ( LEYHAUSEN 1956 ). Der Kater nähert sich nur langsam unter purrenden und mauzenden Lauten, die affine, beschwichtigende Wirkung auf die Katze haben sollen. Dieses "Plaudern" ( LEYHAUSEN 1956) zeigt Abb.31, S.72.

7a entspricht dem mauzenden Anteil. Grund- und Hauptfrequenz sind nicht identisch. Die 1.Formantfrequenz liegt zwischen 800 und 2000 Hz, die 2.Formantfrequenz bei 3500 - 4000 Hz. Der Laut weist Frequenzanteile über 8 kHz aus.

Die mittlere Lautlänge liegt bei 0,67 s für [illegible] sen und bei 0,53 s für den purrenden Laut, der nach einer Einleitungsphase in deutlich abgrenzbare Frequenzbänder übergeht. Intensitätsmaxima liegen für Lauttyp 7a bei 1,1 kHz, für Lauttyp 7b bei 1,[illegible] kHz.

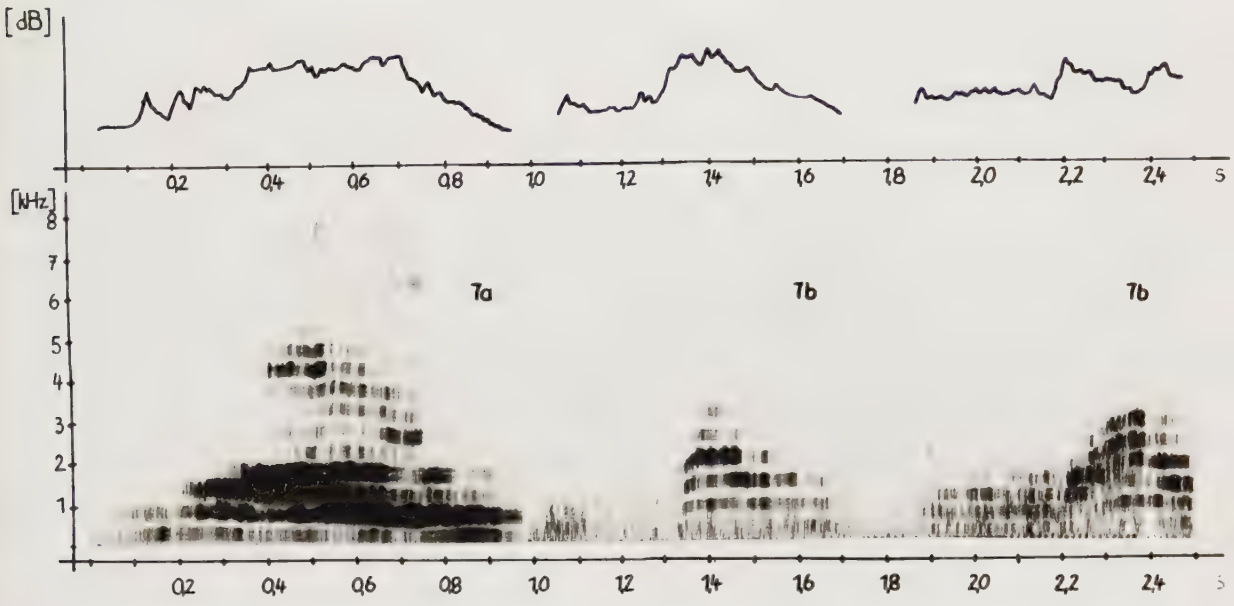



Abb.31 Maunzender ( 7a ) und purrender ( 7b ) Laut aus der "Plauderfolge" eines Kuters in Kontaktstimmung

Der statistische Vergleich physikalischer Kennwerte der Lauttypen 7a und 7b belegte bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% signikante Unterschiede für die Fundamentalfrequenz $f_0$, die bei Lauttyp 7a 0,17 kHz und bei Lauttyp 7b 0,24 kHz beträgt [1], für die Frequenz maximaler Intensität und für die obere Frequenzgrenze der Grundfrequenz.

1) Die Angaben beziehen sich auf den Mittelwert, weitere statistische Angaben im Anhang

3.5.2.2. Jungenaufzucht

3.5.2.2.1. Jungtierlaute in Relation zur Taxonregulation

Für den Informationsaustausch zwischen Wirbeltieren ist anzunehmen, daß er einfache Mitteilungen über den physiologischen und emotionalen Status des Senders enthält ( EVANS 1968 ). Diese Informationen können im Einzelnen Angaben zur Art-, Geschlechts-, Alters-, Individualkennzeichnung, zur Kennzeichnung einer bestimmten Situation in der Umwelt des Empfängers vermitteln (TEMBROCK 1965, 1966b, 1967; MARLER 1961, SEBECK 1965; THIELKE 1970, SMITH 1967).
Wie bereits mehrfach erwähnt (s.3.1., 3.3) äußern Jungkatzen außerhalb des Nestes im Alter bis zu 3 Wochen verstärkt Laute, die das Mutterweibchen anlocken.
Die strukturelle Analyse von Jungtierlauten ergab eine Vielfalt von Lautypen, deren Signalverlauf als Ordnungskriterium zur Lautklassenbildung herangezogen wurde (Abb.32, S.74).
1a-1d, Abb.33, 1f-1n (Seite 75)
Eine große Anzahl verschiedener Welpenlaute fand auch IMSCHKE (1968) während der Ontogenese des Haushundes.

Jungtierrufe der Hauskatze wirken schrill und enthalten vorwiegend die hellen Vokale i und e.
Typ 1a (Abb.32, S.74) kann als angeborenes Signal betrachtet werden. Bereits unmittelbar nach der Geburt äußert das Jungtier diesen Laut, auf den das Mutterweibchen seine Position im Nest verändert. Er hat Schutzfunktion.
Über einen Zeitraum von 14 Tagen weist dieser Laut keine signifikanten Änderungen seiner physikalischen Parameter auf. Die durchschnittliche Lautlänge liegt bei 0,29 s, die mittlere Frequenz maximaler Intensität ist in der Re-

Regel die 1. Harmonische bei 2,o kHz. [1] In der Einschwingphase tritt ein Frequenzanstieg von 1,14 kHz während einer Zeit von 1oo ms auf, die Frequenz erreicht für weitere 1oo ms einen etwa stationären Wert und fällt zum Ende um o,93 kHz ab.

Typ 1b (Abb.32, S.74) ist ebenfalls für die neonatale Periode und das Anfangsstadium der Übergangszeit kennzeichnend. Er tritt im Wechsel mit Lauttyp 1a auf, von dem er sich bis auf die 1.Formantfrequenz in allen Parametern signifikant unterscheidet (Irrtumswahrscheinlichkeit 5%). Beide bestreiten den Hauptanteil in den heterotypen Lautfolgen der Jungtiere.

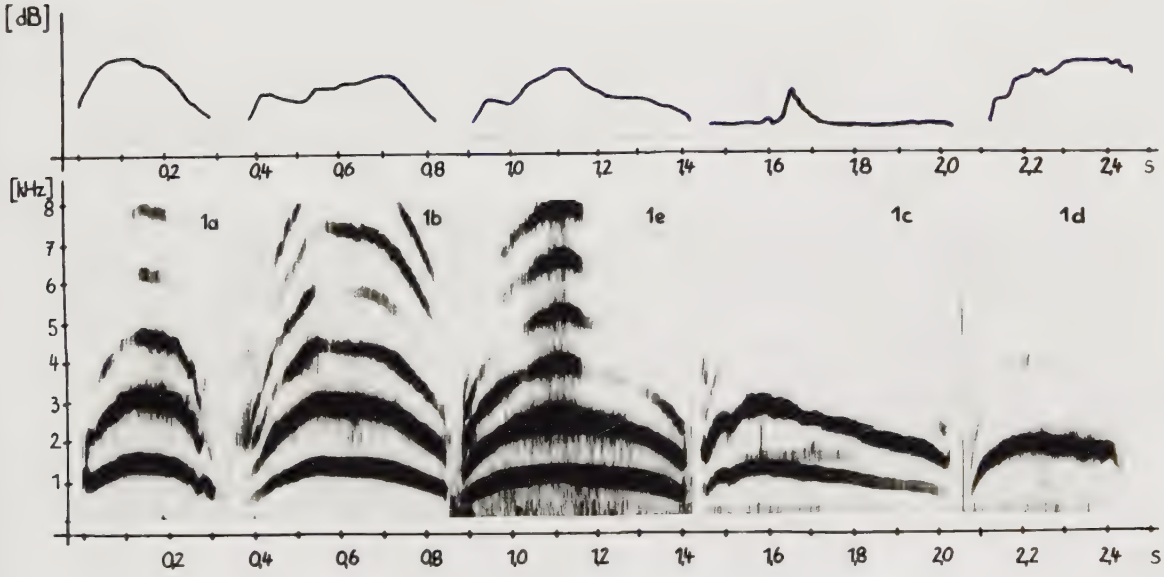



Abb.32 Jungtierrufläute als akustisch wirksame Auslöser für das Mutterweibchen. (Alter der Jungtiere: 1a = 7 Tage, 1b = 2 Tage, 1c = 5 Tage, 1d = 2 Tage, 1e = 2 Tage)
Nähere Angaben im Text.

1) Die Angaben beziehen sich auf den Mittelwert, weitere statische Angaben, einschließlich Stichprobenumfang, befinden sich im Anhang.

Typ 1b dauert o,41 s. Der Abstand der Harmonischen voneinander, $f_o$ oder die Formantfrequenz liegt bei 1,14 kHz. Nach einem Anstieg um o,94 kHz in der Einschwingphase kehrt der Signalverlauf unter Frequenzabfall von o,5o kHz annähernd auf das Niveau der Ausgangsfrequenz zurück. Die Formantfrequenz $v_2$ liegt bei 2,oo kHz.

Typ 1c als Variation des Typs 1b kann als Hinweis auf beginnende Individualspezifik gedeutet werden, da dieser Laut zuerst in der Form 1b in den Ruffolgen des Jungtieres A IV / 3 ab 2.Lebenstag auftritt.

Typ 1c ist in den Lautfolgen aller Jungtiere vorhanden. Er erreicht relativ schnell sein Intensitätsmaximum innerhalb der Grundfrequenz bei 1,78 kHz und fällt dann langsam ab. Die 1.Harmonische wurde mit Werten zwischen 2,o und 2,5 kHz als Formantfrequenz $v_2$ bestimmt. Laut 1c ändert sich innerhalb der neonatalen Periode zwischen dem 2. und 5.Lebenstag in seinen physikalischen Parametern. Unter Beibehaltung des Signalverlaufs verlängert sich die Ausschwingphase und damit die Dauer des Lautes von o,35 s auf o,71 s, die Grundfrequenz setzt tiefer ein ( 2.Tag: 1,26 kHz - 1,94 kHz 5.Tag: o,66 kHz - 1,96 kHz ) und der Abstand der Harmonischen $f_o$ verringert sich von 1,27 kHz auf 1,o6 kHz.

Typ 1d wurde verstärkt bis zum 15.Lebenstag gefunden. Dieser Zwischenlaut ( t= o,33 s ) hat sein frequenzbezogenes Intensitätsmaximum in der Grundfrequenz bei 1,8 kHz. Die Frequenzänderung der Einschwingphase beträgt o,89 kHz, die der Ausschwingphase o,12 kHz. Der Lauttyp 1d ist in seinem Signalverlauf dem Laut 1c ähnlich, unterscheidet sich aber signifikant (Irrtumswahrscheinlichkeit 5%) von ihm in seinem größeren $f_o$- Abstand (1,55 kHz) und in seiner geringeren Frequenzänderung in der Ausschwingphase (o,12 kHz).

Die Lauttypen 1f und 1g sind ebenfalls schrille Jungtierrufe, die die hellen Vokale i und e enthalten. Frequenzen maximaler Intensität liegen in der Grundfrequenz bei 1,5 kHz und in der 1.Harmonischen bei 2-3 kHz. Dieser Lauttyp tritt ausnahmslos in der neonatalen Periode auf. Er wurde bei allen Jungtieren registriert. Zeitliche Dauer: 0,5 s, Frequenzanstieg der Einschwingphase 1,14 kHz, Frequenzabfall der Ausschwingphase 0,43 kHz. In ihrer oberen Frequenzgrenze gehen diese, wie auch die anderen Laute der neonatalen Periode, weit über den maximalen Analysebereich der Sona-Graphen ( 16 kHz ) hinaus.

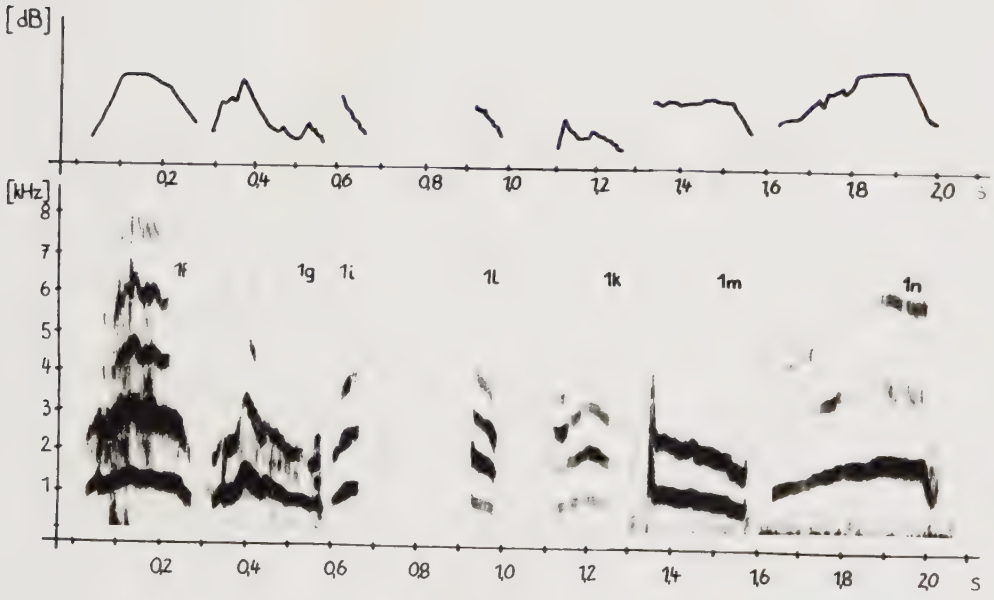



Abb.33 Jungtierrufläute als akustische wirksame Auslöser für das Mutterweibchen (Alter der Jungtiere zum Zeitpunkt der Lautregistrierung: 1f = 4 Tage, 1g = 7 Tage, 1i = 7 Tage, 1k = 6 Tage, 1m = 12 Tage, 1n = 12 Tage) Weitere Angaben im Text.

Laute mit einem Abb.33 (Seite 76) 1g entsprechenden Signalverlauf können die Wiederherstellung des Wärmeschutzes beim Jungtier durch die Mutter bewirken. Die Änderung in Frequenz und Intensität des gesendeten Signals vermeidet die akustische Adaptation beim Perzipienten, im speziellen Fall bei der Mutterkatze. Die Hauptfrequenz des Lauttyps 1g liegt bei 1,5 kHz, die durchschnittliche Dauer bei o,28 s.

Die Lauttypen 1i, 1 l und 1x treten verstärkt ab 4.Lebenstag auf. Sie sind in der Regel nicht länger als o,o5 s (1 i, 1 i) bis o,1 s ( 1 k ). 1i und 1 l folgen häufig aufeinander, ihnen schließt sich meist ein längerer Laut (vorwiegend 1a und 1b) an. Diese Kurzfolge erweckt beim Beobachter die Assoziation einer stimmlichen Übung, bei der vor der eigentlichen Phonation das Artikulationssystem nur kurz angestoßen wird. Der Lauttyp 1i ist durch folgende physikalische Parameter gekennzeichnet: Dauer = o,o5 s, $f_o$ = 3,39 kHz, Frequenzanstieg in der Einschwingphase o,69 kHz. Bereich der Grundfrequenz: o,4 bis o,87 kHz, Frequenz maximaler Intensität o,73 kHz.

Der Lauttyp 1l hat sein Intensitätsmaximum in der 1.Harmonischen bei 2,o kHz. Der Signalverlauf ist durch einen steten Frequenzabfall um 1 kHz zum Ende hin gekennzeichnet. Die Periodizitätsfrequenz $f_o$ liegt bei o,8 kHz.

1m läßt sich leicht von anderen Lauttypen durch seinen plötzlichen Frequenzabfall am Lautanfang abgrenzen. Die Frequenzänderung liegt zwischen 5 und 4 kHz, die Dauer des Lautes bei o,32 s. Nach diesem clickartigen Frequenzsprung fällt die Frequenz weiterhin zum Lautende um o,5 kHz ab. Die Frequenz größter Intensität liegt bei 1,83 kHz.

Ta weist mit zunehmendem Frequenzverlauf eine gleichzeitige Zunahme im relativen Schalldruckpegel auf. Die Formantfrequenz $v_1$ liegt bei 2 kHz, Formantfrequenz $v_2$ zwischen 5,5 und 6 kHz. Die mittlere Lautlänge wurde mit 0,4 s ermittelt.
Charakteristisch für Ta ist der berechnete Frequenzabfall zum Lautende.

3.5.2.2.2. Affine Signalwirkung

In den Funktionskomplex des Fortpflanzungsverhaltens lassen sich im Rahmen der Jungenaufzucht ganz spezifische akustische Signale einordnen, die den für die Aufzucht erforderlichen Kontakt zwischen Mutter- und Jungtier herstellen sollen. Gerade die Abhängigkeit vom mütterlichen Verhalten während einer längeren Entwicklungsphase innerhalb der Ontogenese begünstigte die Evolution einer effizienten Kommunikation bei Säugern (TEMBROCK 1967). Affine Laute tragen zur Distanzverringerung zwischen Mutter- und Jungtier bei und schaffen die Voraussetzung für den Vollzug von Pflegehandlungen wie z.B. Säugen, Futterübergabe, Körperpflege. So können anfangs viele Jungtiere ohne entsprechendes Belecken Darm und Blase nicht entleeren (HEDIGER 1954).

Während der Zeit der Jungenaufzucht äußert die Mutterkatze eine Reihe von Lauten, die besonders dem Mutter-Kind-Kontakt vorbehalten zu sein scheinen. Diese Laute mit eindeutiger Kontaktfunktion sind sehr leise, auf 5 m Entfernung kaum noch hörbar. Eine ähnliche Beobachtung zur geringen Intensität von Kontaktlauten machte WALTER (1964) bei Trugelaphus-Arten. Ta der geringen Intensität der Kontaktlaute, die der Nahkommunikation dienen (TEMBROCK 1970), scheint ein grundsätzliches Prinzip zu liegen, das möglicherweise auf besonderen

Artikulationsprozessen beruht. Bei den Hauskatze enthält der mütterliche Kontaktlaut starke r-Komponenten.

Kontaktlaute des Muttertieres

Auffälligster Kontaktlaut des Muttertieres während der Jungenaufzucht ist das Gurren (Abb. 5e$_2$, S.80). Ihm folgt häufig unmittelbarer Körperkontakt zwischen Mutter und Jungtier. Gurren wurde auch bei adulten Weibchen und Männchen beobachtet, von sich selbst. Es scheint auf Grund seiner affinen Wirkung, während der Raum die Annäherung und den Kontakt zwischen den Fortpflanzungspartnern zu unterstützen. Das Gurren besteht aus velaren und laryngealen Komponenten und wird bei geschlossenem Maul emittiert. (NEUMANN 1954) beobachtete mitunter einen geringen Mundspalt.
Der Lauttyp 5e$_2$ trat beim Muttertier schon zu einem Zeitpunkt auf, an dem die äußeren Gehörgänge der Jungtiere nachweislich noch geschlossen waren. Diesen Laut äußert das Muttertier, wenn es nach seinen Säugpausen im Nester zu den Jungtieren zurückkehrte (verstärkt bei B-Würfen beobachtet, S.10). In Zusammenhang mit dem Nahrungsverhalten ließ sich das Gurren bei Kopplung mit der entsprechenden Körperhaltung als Aufforderung zum Säugen deuten. Das Gurren des Mutterweibchens konnte durch physische Manipulationen an den Jungtieren provoziert werden. Die gedehnten Stimmlaute der Jungtiere wurden von der Mutter mit Gurren beantwortet. In diesem speziellen Fall machte das Gurren auf den Beobachter einen "beschwichtigenden und beruhigend wirkenden" Eindruck.

Das Gurren ist mit 0,25 s ein typischer Kurzlaut [1].
Der Anteil velarer Komponenten läßt sich aus den schnellen rhythmischen Frequenzänderungen um ± 0,25 kHz ableiten. Die Periodizitätsfrequenz $f_0$ ist mit 0,1 kHz zu gering.

[1] Die Lautdauer bezieht sich auf den Mittelwert, weitere statistische Angaben enthält der Anhang.

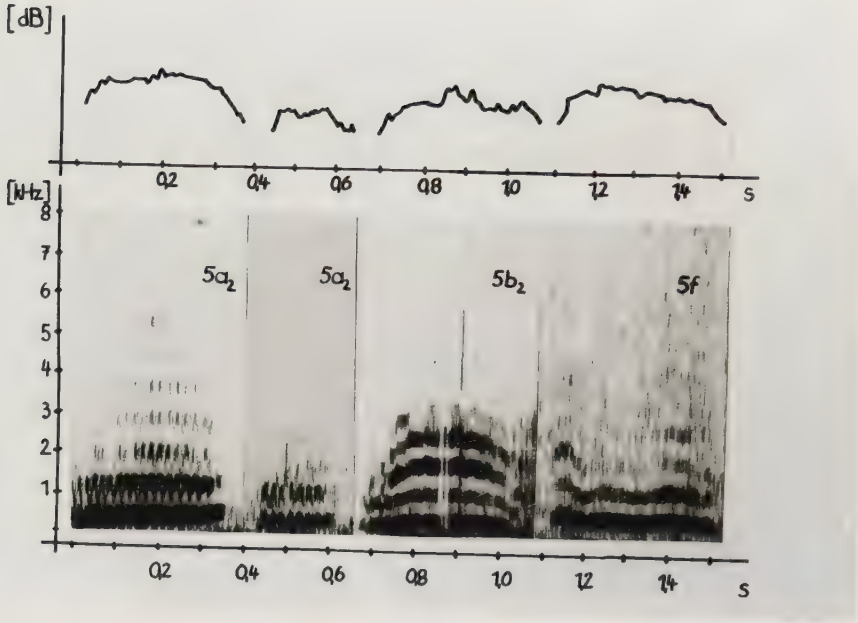



Abb.34 Mütterliche Kontaktrufe [illegible] der Periode der Jungenaufzucht. $5a_2$ entspricht dem häufigsten Gurren

Um zu überprüfen, ob sich das Gurren der Mutter mit zunehmendem Alter der Jungtiere in seinen physikalischen Parametern verändert, wurden Gurrlaute der Mutter, an Jungtiere unterschiedlichen Alters adressiert, miteinander verglichen. Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den Gurrlauten der Mutter, die bis zum 40.Lebenstag und nach dem 41.Lebenstag an die Jungtiere gerichtet wurden. Etwa bis zum 40.Lebenstag liegt die Frequenz maximaler Intensität bei 1,9 kHz. Bei Gurren, das an ältere Jungtiere adressiert ist, beträgt die Frequenz maximaler Intensität 0,66 kHz, die obere Frequenzgrenze der Grundfrequenz 0,79 kHz.

Tab. 4 Physikalische Parameter von Lautlauten des Muttertieres, adressiert an Jungtiere unterschiedlicher Altersstufen

| | Jungtiere 4o Tage | Jungtiere 44 Tage |
|---|---|---|
| Lautdauer | 0,25 s | 0,25 s |
| Periodizitätsfrequenz | 0,10 kHz | 0,13 kHz |
| Bereich der Grundfrequenz | 0,17-0,52 kHz | 0,20-0,79 kHz |
| Frequenz max.Intensität | 1,89 kHz | 0,66 kHz |

Da MEYER-EPPLER (1969) vermutet, daß eine Analyse lautsprachlicher Signale nach Formantfrequenz und -amplitude in manchen Fällen auf informationstheoretisch relevante Parameter führen kann, könnte das o.g.Ergebnis als Hinweis auf informationsspezifische Frequenzen in der Jungenaufzucht gewertet werden. Für den Menschen ist eine meist unbewußte Erhöhung der Stimmlage bei Kontakt mit Kindern bekannt.
Die entscheidende Reizkomponente für die Klassifizierung "Jungtierlaut" ist dabei die Frequenz (BRENNER 1968).

Lauttyp 5 $b_2$ (Abb.34, S.80) wird von der Mutterkatze bereits bei Beginn der Pflegephase emittiert. Er tritt in Kontaktsituation auf und zeigt distanzvermindernde Wirkung zwischen Expedient und Rezipient. Die Lautdauer liegt bei o,31 s, die Periodizitätsfrequenz $f_0$ bei o,34 kHz und die Frequenz maximaler Intensität bei 2,o kHz.

Lauttyp 5f (Abb.34, S.80) wurde bei der Mutterkatze bereits am ersten Lebenstag der Jungtiere registriert. Sein frequenzbezogenes Intensitätsmaximum hat dieser

Laut in der Grundfrequenz bei o,75 kHz. [illegible] schnittliche Dauer beträgt o,55 s, die Per[illegible] frequens $f_o$ o,25 kHz.

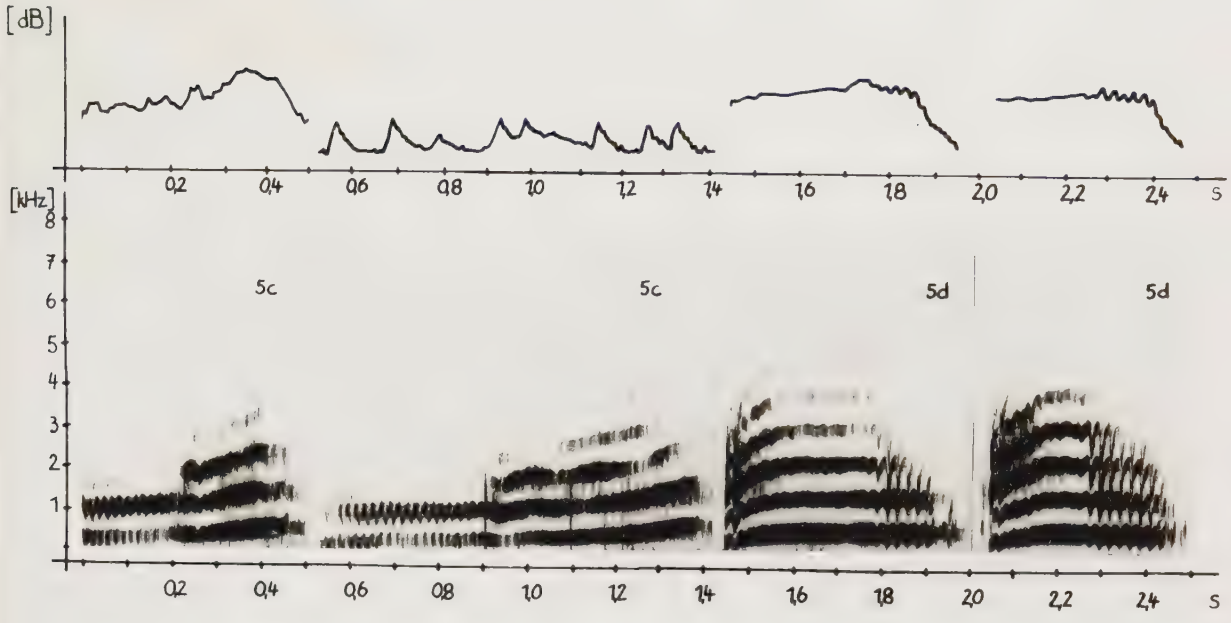



Abb.35 [illegible]ombinierte Kontaktlaute der Mutterform während der Jungenaufzucht (Laute von Mütter A I und A IV)

Die Lauttypen 5c und 5d (Abb.35) weisen die [illegible] Kombination der Lauttypen 5a und 5b für [illegible] aus. Die G[illegible]rrkomponente tritt entweder am Anfang und/oder am Ende dieser Lautgruppe [illegible] der Kontaktsituation scheint dieser Lautkombination [illegible] Muttertier vorbehalten zu sein. Sie wurde in dieser Struktur nicht bei Jungtieren beobachtet. In [illegible] auf die Lauttypen 5c und 5d nähern sich die [illegible] häufig unter Lautgebung, dem Muttertier und [illegible] sischen Kontakt auf.

Kontaktlaute der Jungtiere
Lauttyp $5a_1$ (Abb.36, S.84)

Ab 7o.Lebenstag treten auch bei Jungtieren Gurrlaute auf, die oft von "Präsentieren" begleitet sind. Das Jungtier nähert sich mit [illegible] Rücken auf tonisch gehaltenem, steil angehobenem [illegible] der Mutter. Wiederholt wurde dieses Verhalten in Reaktion auf akustische Signale der Mutter (Abb.35, So,d - S.82) beobachtet. Das Jungtier strich entweder [illegible] der Flanke oder der Brust des Muttertieres entlang. DEYNARDEMI ( 1956 ) sieht darin eine Geste der sexuellen Erregbarkeit bei Jungkatzen. Möglicherweise scheint dieses Verhaltensweisen, einschließlich Lautgebung, besondere Signale Funktion zu haben.

Ein Vergleich mit Gurrlauten der Muttertiere (Jungtiere älter als 64 Tage) ergab bei gleichem Signalverlauf signifikante Unterschiede in den physikalischen Parametern.

Gurrlaute der Jungtiere sind länger (t= o,4o s, Mutter: t=o,26 s) die Periodizitätsfrequenz $f_o$ ist größer ($f_o$=o,44 kHz, Mutter: $f_o$=o,[illegible] kHz) die Frequenz maximaler Intensität ist höher ($fi_{max}$=1,o1 kHz, Mutter: $fi_{max}$= o,65 kHz).

Dieses Ergebnis gibt den Hinweis auf eine Veränderung der physikalischen Parameter von Lautstrukturen im Verlaufe der Ontogenese der Hauskatze.

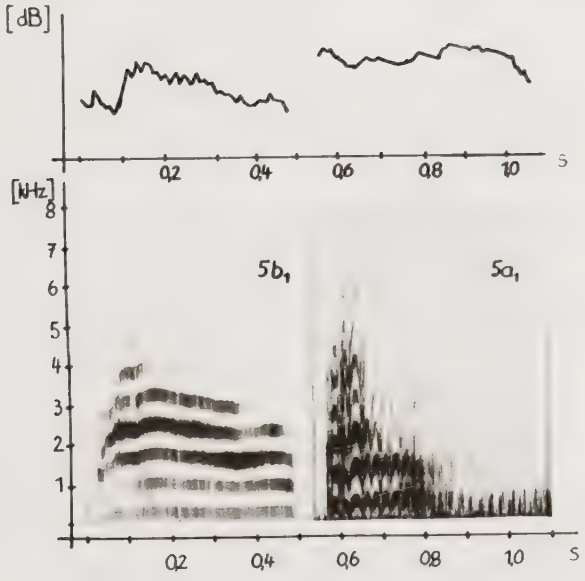



Abb.36 Kontaktlaute juveniler Katzen (5a$_1$ Gurren)

Lauttyp 5b$_1$ tritt ebenfalls in Kontaktsituation bei juvenilen Tieren auf. Besonders häufig wurde er ab 7o.Lebenstag beobachtet. Ein Vergleich zwischen juvenilen und adulten Lauten des Typs 5b ergab signifikante Unterschiede.
Während Jungtierlaute länger sind (t=o,63 s, Mutter: t= o,31), die Periodizitätsfrequenz größer ist ($f_o$= o,62 kHz, Mutter: $f_o$= o,34 kHz), ist ihre Frequenz maximaler Intensität niedriger (1,o7 kHz) als beim Muttertier (2,o kHz).
Bei an das Muttertier adressierten Kontaktlauten des Typs 5b liegt die Frequenz maximaler Intensität in der Regel in tieferen Frequenzbereichen als bei Muttertierlauten des gleichen Typs, die an die Jungtiere gerichtet sind.

3.5.2.2.3. Diffuse Signalwirkung

Bei nesthockenden Säugerjungen liegt eine hochgradige Ortungsbindung vor, die durch den Entwicklungsgrad der Tiere bei Geburt bedingt ist. Im Verlaufe der Evolution hat sich neben der physiologisch essentiellen Versorgung der Jungtiere ein wirksamer Mechanismus der Jungenverteidigung durch die Mutterthiere stabilisiert. Während der Jungenaufzucht ist die Verteidigungsbereitschaft stark erhöht. Durch aggressive Verhaltensweisen können Rivalen und Feinde ferngehalten und die Jungtiere ungestört aufgezogen werden (WICKLER 1970). Mechanismen der Jungenverteidigung enthalten Verhaltenstendenzen, die der Distanzierung von sich begegnenden Artgenossen dienen und kampfvermeidend wirken sollen.
Unter Domestikationseinfluß kommt es in Folge von funktionellen Änderungen im ZNS auch zu Änderungen der Verhaltensweisen, die sich vor allem in quantitativen Intensitätsänderungen äußern (RÜHMS 1955, IMTHAUSEN 1962). Zusätzlich sind Erweiterungen angeborener Auslösemechanismen, die Hypertrophie und Atrophie von Instinkthandlungen, die Dissoziation zusammengehöriger Verhaltensweisen und das Persistieren von Jugendmerkmalen möglich (BRUNNER 1969).

Im Kommunikationssystem der Hauskatze treten Defensivlaute (TEMBROCK 1966) in Situationen auf, in denen Angriff und Flucht noch unterdrückt, aber bereits aktiviert sind. Während der Jungenaufzucht befindet sich die Katze in einem geschlossenen Verhaltensbezug, in dem ihre Fluchttendenz blockiert ist und jeder eindringende Artgenosse als Störgröße sofort aggressives Verhalten auslöst. Die Katze greift über eine sonst ungewöhnliche Distanz mit großer Geschwindigkeit selbst

einen überlegenen Gegner an (KLEIN 1967). Die Reizschwelle gegenüber eindringenden Individuen der eigenen herabgesetzt. Auf den Input "fremdes Individuum in Jungtiernähe" spricht ein sensorischer Filtermechanismus an, der von der zentralen Struktur des Gehirns sensibilisiert wird und je nach Relevanz des Eingangsreizes die entsprechenden Reaktionen, im speziellen Fall den Angriff, über das motorische System auslöst (FLYNN 1967).

Andererseits ist bei Haltung von [illegible] oft sogar geteilte Brutpflege möglich zwischen einander bekannten Tieren (Männchen und Weibchen).

Zur Untersuchung akustischer Signale im Rahmen der Jungenverteidigung und in Kopplung mit dem Territorialverhalten wurde die Begegnung zweier adulter Katzen provoziert. Weibchen A III wurde in den Haltungsraum von Weibchen A I, dessen Jungtiere 16 Tage alt waren, eingesetzt. Als Störgröße löste A III sofort Angriffsverhalten aus. Weibchen A I lief sehr schnell auf A III zu, das noch bei der Erkundung des fremden Reviers war, und versuchte anzugreifen. A III flüchtete in einen Unterschlupf und nahm dort die von LEYHAUSEN ( 1956 ) beschriebene Körperposition defensiv gestimmter Katzen ein, drückte sich eng an den Boden, zog den Körper zusammen und den Kopf soweit wie möglich ein, um den Nacken vor dem Angriff des Gegners zu schützen.
Durch den Unterschlupf war A III aus der Sicht von A I gekommen; diese kehrte unter Knurren und Grollen zu ihren Jungtieren ins Nest zurück. Sobald sich A III aus ihrem Versteck wagte, begann das Muttertier A I einen neuen Angriff. Die gesamte Begegnung war von intensiver Lautgebung begleitet. Beide Tiere äußerten alternierend akustische Signale. Bereits nach dem Gehör ließen sich die Laute der Jungtier- und Revier verteidigenden Katze

von den Lauten der "Störkatze" unterscheiden. A III emittierte hell klingendes Abwehrkreischen mit Änderungen in der Tonlage, während die Laute der dominanten A I tief und grollend klangen.
Die Gegensätzlichkeit der Statusbeziehung von Dominanz und Subdominanz führte in den Signalsystemen zu einer Antithese, auf die DARWIN 1874 bereits für optische Signale und TEMBROCK 1974 für akustische Signale hinwiesen. Infantile Merkmale werden verstärkt als Beitrag zu einer Angriffshemmung eingesetzt.

Ein Vergleich der Lautgruppen dominant-subdominant ergab für einige physikalische Parameter signifikante Unterschiede. Die Defensivlaute beider Tiere sind typische Dehnungslaute ($t > 1$ s). Das Abwehrkreischen der subdominanten Katze ist signifikant länger ($\bar{t} = 2{,}35$ s,[1] dominant $\bar{t} = 1{,}48$ s), der Laut des subdominanten Tieres setzt mit einer höheren Grundfrequenz ein ($f_1 = 0{,}21$ kHz, dominant $f_1 = 0{,}13$ kHz).
Ein Vergleich beider Lautspektren im Sonagramm (Abb.37 $6a_1$, S. 88 , Abb.38 $6a_2$ S.88) läßt den großen Frequenzumfang in den Lauten des subdominanten Tieres als Regression infantiler Tendenzen deuten. Das Frequenzspektrum der Laute des dominanten Tieres A I umfaßt dagegen nur einen Bereich bis etwa 3 kHz (Abb.37 $6a_1$, S.88). Die Frequenz maximaler Intensität des subdominanten Tieres liegt nie in der Grundfrequenz, sondern schwankt zwischen der 2. und 4.Harmonischen innerhalb des Langlautes. Die starke zeitliche Dehnung erhält funktionellen Wert. Die Periodizitätsfrequenz $f_0$ ist im Mittel größer als die des dominanten Tieres und ergab zusätzlich eine größere Standardabweichung als Ausdruck einer stärkeren Streuung dieses Merkmals. Der Unterschied ließ sich statistisch aber nicht absichern.

1) Weitere statistische Kennwerte im Anhang, die Angaben beziehen sich auf Mittelwerte.

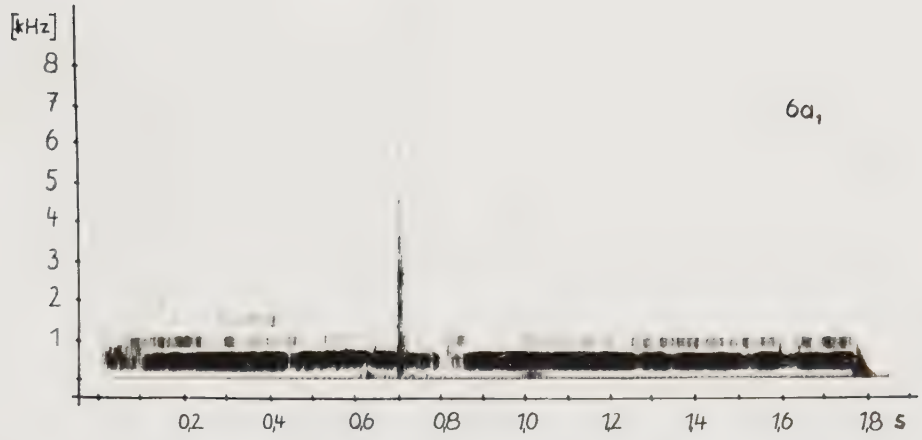



Abb.37 Drohlaute von Weibchen A I in dominanten Status (Ausschnitt, Wide-Selektor)

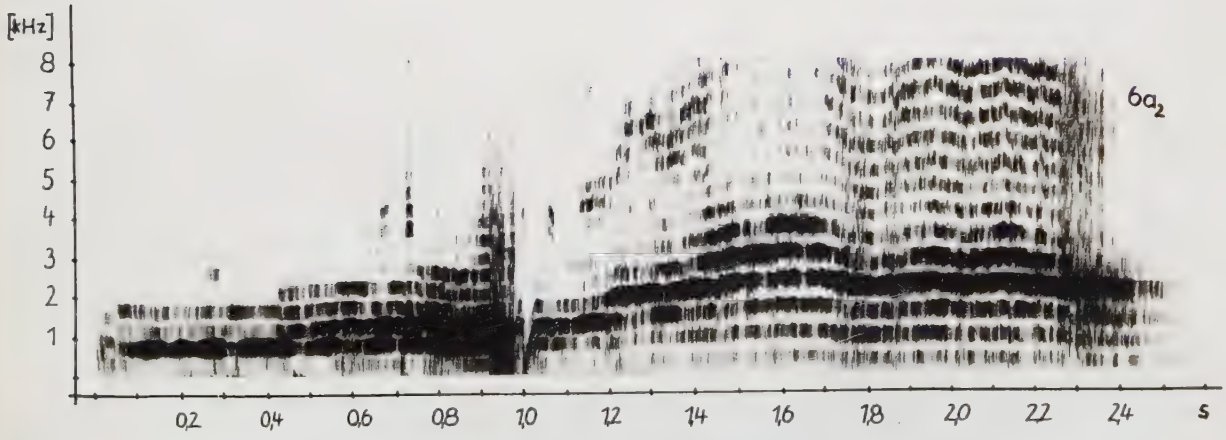



Abb.38 Abwehrlaut von Weibchen A III im subdominanten Status (Ausschnitt, [illegible]-Selektor)

Bei Attrappenangebot (Begegnung der Katzen A III und A I im Territorium mit Jungtieren von A I) reagierte Weibchen A IV ebenfalls mit einem $6a_1$ (Abb.37,S. 80) entsprechenden Laut. Die gleiche Lautäußerung, auf die sogar Angriff folgte, wurde bei Weibchen A IV (Jungtiere 5 Tage alt) auf Darbietung einer [illegible] aus dem Nestkasten von AI/II lediglich durch olfaktorische Reizung induziert.

Neben den beschriebenen Drohungslauten verfügt die Hauskatze über weitere diffus wirkende akustische Signale. Fauchen tritt als Abwehrlaut bei jungen und alten Tieren auf. In Situationen plötzlichen Erschreckens wird es als reflektorischer Laut geäußert ([illegible] 1950). Die Ohren sind dabei zurückgelegt, der Kopf eingezogen, das Gesicht der Gefahrenquelle zugewandt.
In der neonatalen Periode wurde bei Jungtieren, deren Augen noch geschlossen waren, auf Berührung Fauchen ab einem Alter von 6 Tagen beobachtet. (Je 4 Wurf A IV, [illegible] Wurf B I, B IV).
Das Fauchen ist ein typisches aperiodisches Signal mit Explosivcharakter, das mitunter in Kurzfolgen auftritt (Abb.39). Bei großer Erregung scheint das Fauchen höher frequente Anteile zu enthalten.

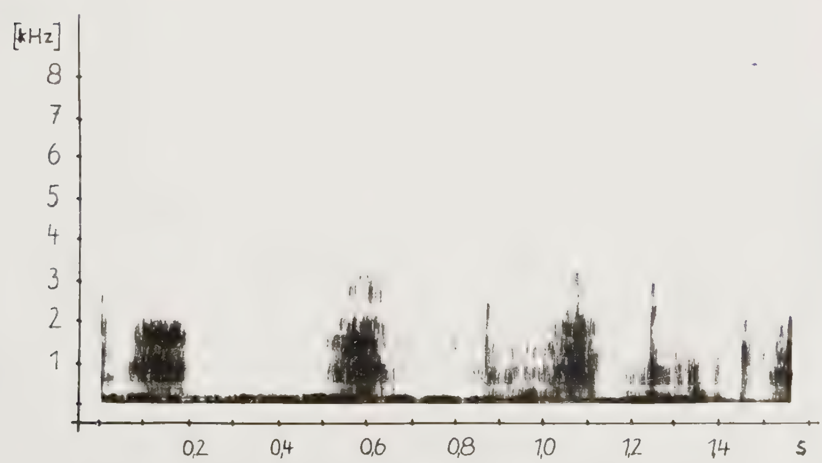



Abb.39 Folge von aperiodischen [illegible] ([illegible] VI, 25 Tage alt)

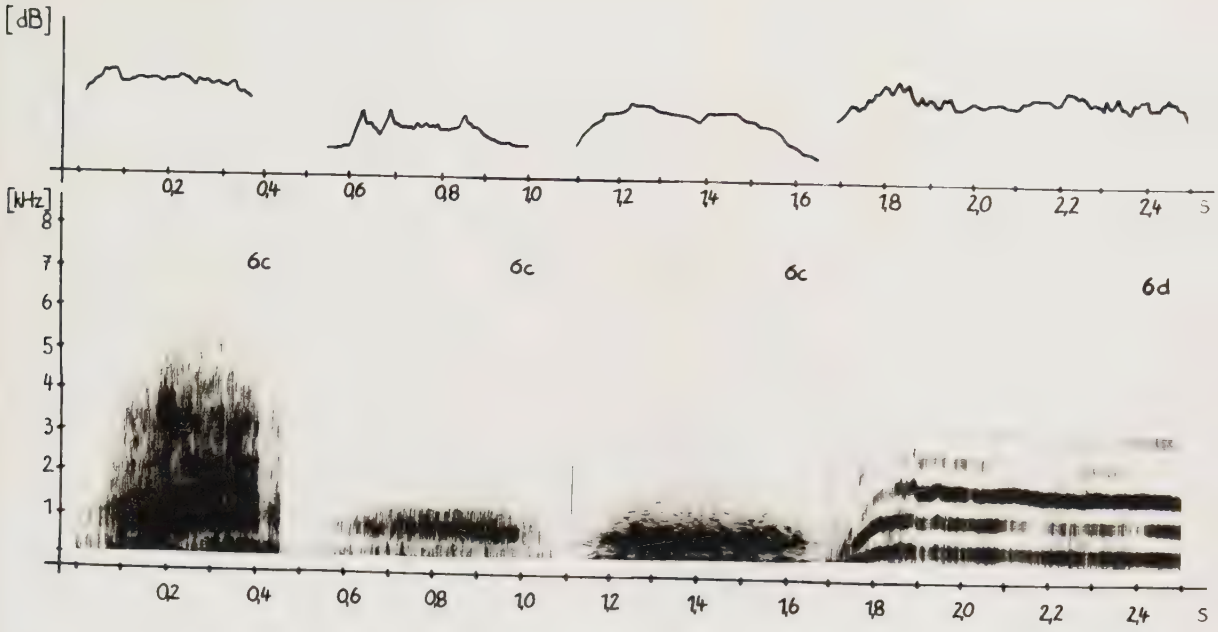



Abb.40 Akustische Signale mit diff. Wirkung
6c: Fauchen, erster Fauchlaut von ♀ gegen ♂
6d: Abwehrlaut der Mutterkatze AIV gegen fremdes Jungtier (54 Tage alt)

Lauttyp 6d (Abb.4o) trat bei Muttertierchen A IV in Reaktion auf ein fremdes Jungtier (54 Tage alt) auf. Auf diesen Laut flüchtete das Jungtier in ein Versteck und verbarg sich dort.
Die Lautgruppe ist durch folgende physikalische Parameter gekennzeichnet: Dauer o,7 s, Frequenzanstieg in der Einschwingphase 1 kHz, Periodizitätsfrequenz $f_o$ o,45 kHz, Frequenz maximaler Intensität bei 2,5 kHz.

Werden Katzen im Kontext des Beuteverhaltens gestört, treten bei jungen und alten Tieren Knurrlaute auf, die in ihrer Grundstruktur den Abwehrlauten des dominanten

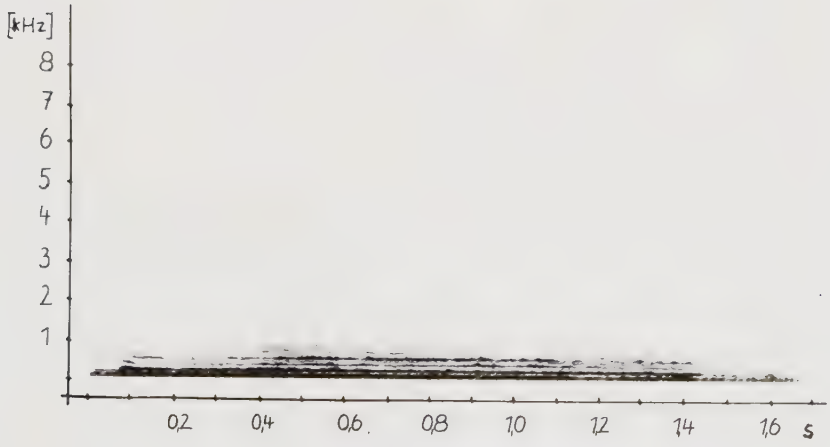



Abb.41 Abwehrknurren in Bedrohungssituation, Jungtier 59 Tage

### 3.5.3. Stoffwechselbedingtes Verhalten

Verhaltensweisen wie Nahrungssuche, -aufnahme, -speicherung, Ruhe und Schlaf, die für den Vollzug und die Erhaltung lebenswichtiger Funktionen in organischen Systemen essentiell sind, lassen sich in den Funktionskreis stoffwechselbedingten Verhaltens einordnen. Dabei sind Verhaltensweisen im Dienste der Ernährung reine Gebrauchshandlungen, die der Erhaltung des Organismus dienen, ohne die Anwesenheit eines Kommunikationspartners zu erfordern (TEMBROCK).
Säuglinge sind in ihrem Nahrungsverhalten von dem Muttertier abhängig, zu deren Anlockung hat sich im Laufe der Evolution ein Signalsystem herausgebildet, das der Informationsübertragung auf den speziellen Empfänger dienen soll.
Von Jungkatzen werden bei Nahrungsmangel Laute emittiert, die beim Muttertier Pflegeverhalten auslösen. Derartige Hungerlaute wurden auch bei jungen Wildkatzen beschrieben (LINDEMANN und RIECK 1953).
Von der Hypothese ausgehend, daß es möglich sein müsse, pragmatisch definierten Situationen spezifische Laute zuzuordnen (s. S.63), wurde die Lautgebung juveniler und adulter Katzen bei Hunger analysiert. Normalerweise bekamen die Tiere täglich Futter. Die Fütterung bewirkte als Zeitgeber eine erhöhte motorische und spontane akustische Aktivität. Um diese Lautgebung durch eine eindeutige Hungermotivation zu verstärken, erhielten die Tiere an zwei aufeinanderfolgenden Tagen vor Bandaufnahmen zum stoffwechselbedingten Verhalten kein Futter.

Das Betreten des Haltungsraumes mit Futter löste bei den Versuchstieren intensive, d.h. häufige und lautstarke akustische Signale aus.

Die sonagraphische strukturelle Analyse unterstützte die Lautklassenbildung nach dem Signalverlauf (Abb.42: 4a, d, Abb.43, 4 b,c,e S.94)
Gemeinsame Signalverläufe wurden für die Laute der Jungtiere und der Mutterkatzen ermittelt. Bei Jungtieren trat die spezifische mit der adulter Tiere vergleichbare Lautgebung unter Hungermotivation mit der beginnenden Entwöhnung in der Periode der sozialen Anpassung um den 35.Tag vereinzelt auf. Ab 7o.Lebenstag waren diese Laute verstärkt zu beobachten.

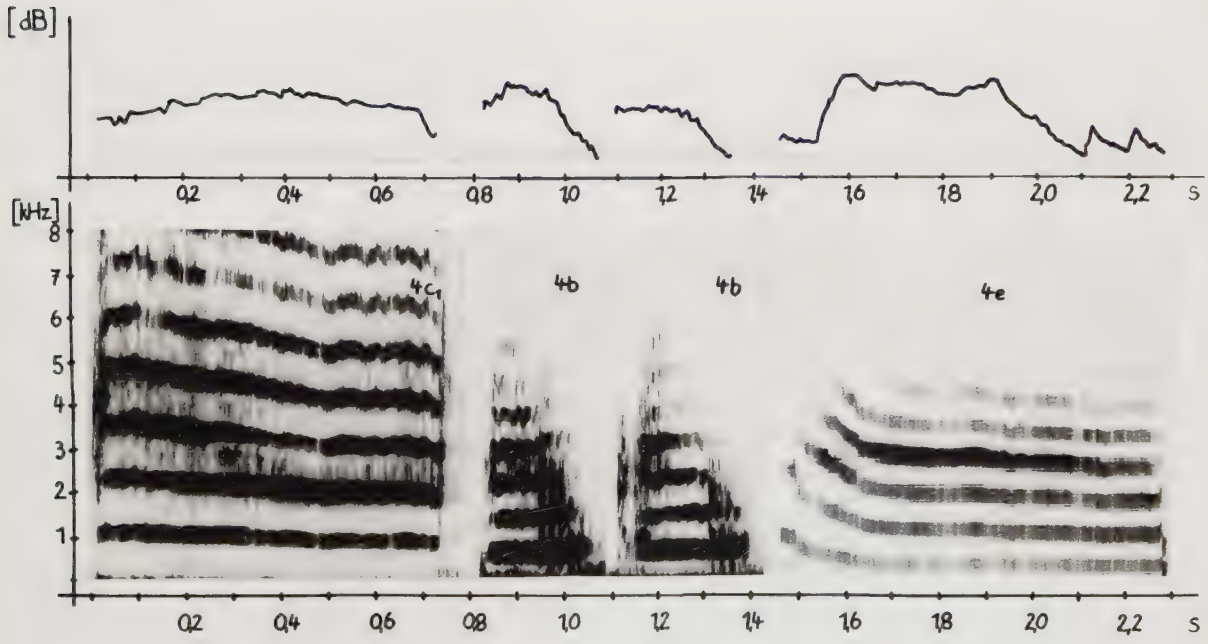



Abb.42 Lauttypen aus dem Funktionskreis des stoffwechselbedingten Verhaltens (Hunger, Futtererwartung)
$4c_1$ , 4e juvenil, 4b adult

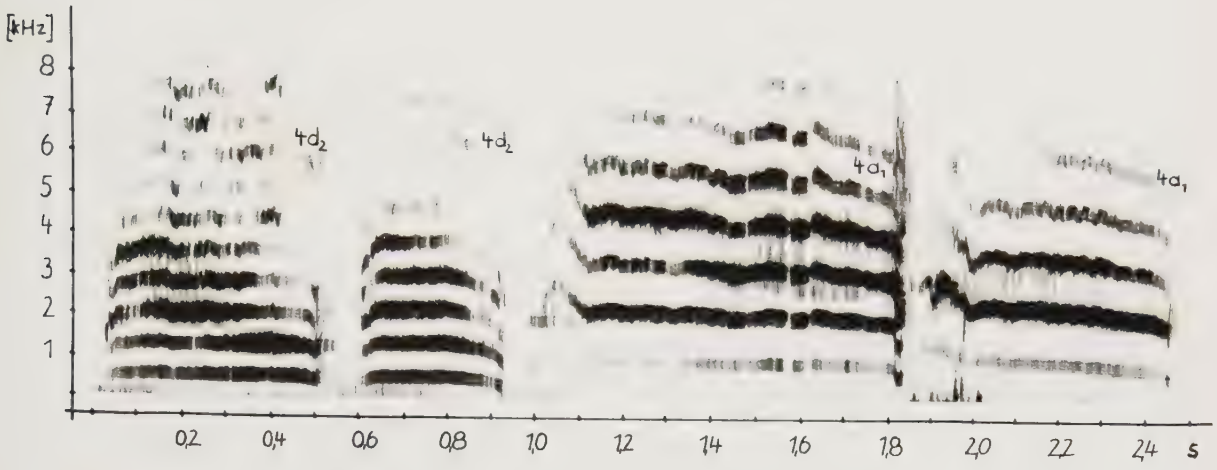



Abb.43 Lauttypen vom Funktionskreis des stoffwechselbedingten Verhaltens (Hunger, Futtererwartung) $4d_2$ adult, $4a_1$ juvenil

Lauttyp 4a wurde bei juvenilen und adulten Katzen registriert. Auf Frequenzanstieg um 0,75 kHz in der Einschwingphase folgte ein kurzfristiger Frequenzabfall von 0,5 kHz, dem sich ein relativ langgezogener Lautabschnitt ohne Veränderungen in Frequenz und Intensität anschloß. Die Frequenz maximaler Intensität lag nicht in der Grundfrequenz, sondern für adulte und juvenile Tiere im Mittel bei 2,3 kHz in der 2. oder 3. Harmonischen. Die Periodizitätsfrequenz $f_0$ der Jungtierlaute betrug 0,62 kHz, die der adulten Mutterkatzen 0,35 kHz.

Lauttyp 4b wurde nur bei Mutterkatzen in Futtererwartung registriert. Auffällig an diesem Lauttyp ist die Kombination von linearem Signalverlauf mit Curvenkomponenten in der Endphase. Die Frequenz maximaler Intensität lag in der Grundfrequenz bei 0,76 kHz, die Periodizitätsfrequenz $f_o$ wurde mit 0,26 kHz ermittelt, die durchschnittliche Lautlänge betrug 0,3 s (Abb.43, 4b).

Lauttyp 4c äußerten Futterkonkurrenten und Jungkatzen in der Phase der sozialen Anpassung und während der juvenilen Periode in der Situation der Futtererwartung. Der statistische Vergleich zwischen Jungtier- und Muttertierlauten wies die Laute der Jungtiere als eindeutig länger aus (t = 0,68 s, adult t = 0,39 s), ebenso war die Periodizitätsfrequenz $f_o$ der Jungtierlaute signifikant größer ($f_o$ = 0,56 kHz, adult $f_o$ = 0,30 kHz), und die Formantfrequenz $v_1$ lag gleichfalls im höheren Frequenzbereich bei 2 kHz (adult= 1,19 kHz).

Lauttyp 4d (Abb.42, $4d_2$) als langgezogenes Signal von fast linearem Frequenzverlauf in den Harmonischen, wurde bei Mutter- und Jungtieren mit übereinstimmenden physikalischen Parametern geäußert (Irrtumswahrscheinlichkeit 5%), lediglich adulte Tiere zeichneten sich durch eine signifikant höhere Formantfrequenz $v_1$ bei 1,57 kHz (juvenil 0,96 kHz) aus.

Tab.5 Physikalische Parameter des Lauttyps 4d bei juvenilen und adulten Tieren

| | juvenil | adult |
|---|---|---|
| Lautdauer | 0,51 s | 0,52 s |
| Periodizitätsfrequenz | 0,5 kHz | 0,41 kHz |
| Bereich der Grundfrequenz | 0,4-1,3 kHz | 0,5-1,0 kHz |
| Frequenz maximaler Intensität | 0,96 kHz | 1,57 kHz |

Lauttyp 4e (Abb.42, 4e S.94) mit starkem Frequenzabfall in der Einschwingphase des Signals zeigte bei Vergleich der physikalischen Parameter juveniler und adulter Laute signifikante Abweichungen in der Periodizitätsfrequenz $f_0$ und in der Lautlänge. Jungtierlaute des Typs 4e sind länger ($\bar{t}$ = 0,6 s, adult $\bar{t}$ = 0,36 s) und ihre Periodizitätsfrequenz $f_0$ ist mit 0,57 kHz größer als die der adulten Tiere ($f_0$ = 0,4 kHz). Die Formantfrequenz $v_1$ liegt immer oberhalb der Grundfrequenz im Mittel bei 2,5 kHz für Jung- und Alttiere.

Die durch Hungermotivation angeregte und teilweise durch Selbstfressur verstärkte Lautgebung juveniler und adulter Katzen muß als Domestikationsfolge betrachtet werden. Bei Wildtieren wird das durch Hungermotivation ausgelöste Appetenzverhalten (CRAIG 1925) kaum von Lautgebung begleitet sein, sondern ist zielgerichtet auf die Reizbefriedigung (Nahrungsaufnahme) ausgerichtet.
Für die starke Vokalisation der Hauskatze unter Futtererwartung bieten sich zwei Erklärungen an.
Einerseits ist in Folge der Domestikation eine Regression infantiler Merkmale möglich. Andererseits könnten Laute wie Typ 4b (Abb.42, S.93) als Appell an den menschlichen Kumpan (LORENZ 1935) betrachtet werden. Dieser Lauttyp trat nur bei adulten Tieren in Futtererwartung auf und weist mit seiner Gurrkomponente auf einen sozialen Bezug hin.

Tierisches Verhalten unterliegt einer Periodik im Tagesverlauf, die wesentlich von Licht-Dunkel-Wechsel in der Umwelt des Organismus bestimmt wird (ASCHOFF 1958). Adulte Katzen haben einen biphasischen Aktivitätsverlauf mit morgendlichen und abendlichen Maxima während der Dämmerungszeiten. Unter Einfluß der Fütterung verlagerte sich das morgendliche Aktivitätsmaximum in die Vormittagsstunden. Die zwischen den Aktivitätsphasen liegenden Ruhezeiten sind nicht als einfache Trenn-

Jungepausen der Tiere angenommen, obwohl motorische Aktivität fehlt, die Hirnaktivität verändert ist und die Reizschwellen im allgemeinen angehoben sind.
HESS (1954) löste durch Reizung im Zwischenhirn bei der Katze Schlafen aus. Schlaf kann also wie jede andere Instinkthandlung durch Hirnreizung aktiviert werden.
Katzen nehmen zum Schlaf aktiv bestimmte Schlafstellungen ein (HASSENBERG 1965, KLEITMAN 1956/1960, GRUMM 1956). Der Aktivitätsverlauf von Jungkatzen ist durch häufige Ruhephasen gekennzeichnet ( vergl. 3.1.2., S. 47). Bei der Wildkatze ermittelten HEINRICH und RIECK 1953 ein Aktivitäts - Ruheverhältnis von 2:22 h in der neonatalen Periode und ein Verhältnis von 14:10 h zwischen dem 2o. und 25.Lebenstag. Ähnliche Werte gelten für die Hauskatze.
In enger Beziehung zum Ruheverhalten der Jungtiere wurden bei Mutterweibchen A V Lautäußerungen beobachtet, die interpretierend als 'Verlockung' bezeichnet werden könnten. Die Laute waren eindeutig an die Jungtiere (31 Tage alt) adressiert.
Ein Protokollauszug soll diese Situation beschreiben:

$16^{26}$ Mutterkatze A V säugt die Jungtiere im Nest, zwischen Jungtier (Jt) 3 und 4 besteht Konkurrenzkampf um eine Zitze, Jt 4 gewinnt und saugt.
$16^{28}$ Jt 3 versucht Jt 4 erneut wieder abzudrängen, Mutter äußert Schmatzlaut, steht auf; Jt 1 und 2 streichen an der Brust des Mutterweibchens unter Präsentieren entlang
$16^{30}$ Mutterkatze nimmt wieder Halbseitenlage ein, schnurrt, alle Jungtiere saugen
$16^{32}$ Mutterkatze richtet sich auf, verläßt Jt, putzt und leckt Bauchfell und Flanken
Jt im Nest stumm, nehmen Ruhelage ein (Halbseiten- und Bauchlage), ruhen in dichtem Körperkontakt

$16^{35}$ Mutterkatze bezieht Ruheposition in 6m Entfernung, Ohrmuschelbewegung, schließt die Augen dabei

$16^{46}$ Mutter gurrt 2mal vom Ruheplatz an die Jungtiere, kehrt zu Jt ins Nest zurück, leckt Jt 1 kurz am Kopf, dieses zeigt keine Reaktion auf das Verhalten der Mutter

$16^{48}$ Mutter verläßt Jt wieder, kontrolliert Futterschüsseln, sucht Ruheplatz wieder auf, liegt jetzt auf Boden, eine optische Beobachtung der Jt ist von diesem Platz nicht möglich, Mutterkatze ist "ganz Ohr"

$16^{50}$ Jt ruhen weiterhin im Nest, bei Jt 2 und 4 Ohrmuschelbewegung infolge des nahen Körperkontaktes

$16^{55}$ Mutterkatze kehrt erneut ins Nest zurück, mauzt 3mal, Jt zeigen daraufhin keine Verhaltensänderung

$16^{56}$ auf erneuten Laut öffnet Jt 2 die Augen, bleibt stumm, bei anderen Jt keine Reaktion
Mutter geht zur Defäkierstelle, kehrt zum Nestkasten zurück, davor Ruhe üben und mauzt "tonlos" zu Jt, daraufhin bei Jt 2 Ohrmuschelbewegung

$16^{59}$ Mutterkatze betritt Nest und gurrt, keine Reaktion der Jt, Mutterkatze kehrt erneut zum Ruheplatz am Fenster zurück, Jt reagierten nicht auf "Weckversuche".

$17^{10}$ Mutter hat auf dem Boden Halbseitenlage eingenommen, die Ohrmuschel einseitig in Richtung der Jt im Nestkasten ausgerichtet

$17^{12}$ Die Atemfrequenz der Jt vergrößert sich, die Atmung wird flacher, alle Jt liegen in offener Halbseitenlage, Jt 1 öffnet die Augen, streckt sich vorn, starke Vibrissenbewegung bei Jt 2, Strecken bei Jt 3 und Jt 4

$17^{20}$ Mutter kehrt erneut zu den Jt zurück, äußert intensiven "Wecklaut" 4mal, auf Lautgebung hebt Jt 1 den Kopf, Mutter gurrt

$17^{21}$ Mutterweibchen nimmt Halbseitenposition im Nest ein, gurrt erneut, daraufhin Lautäußerung von Jt 4

$17^{22}$ Jt 2 richtet sich auf und streckt sich durch Vornniedergehen, gähnt, beginnt zu saugen

$17^{27}$ alle Jt saugen wieder bei A V, die Säugehaltung eingenommen hat

Eine Interpretation des beschriebenen Verhaltens könnte ein Beitrag zur Relevanz bzw. seiner Wirkung nach bei akustischen Signalen darstellen.
Bei der Releaserwirkung wird in einer definierten Zeit nach Reizeingang ein bestimmtes Verhalten ausgelöst, dagegen bei Primerwirkung eine Umstimmung des Empfängers anzunehmen ist, sodaß die anfänglich irrelevanten Signale später doch noch verhaltensauslösend werden können. Nach den Vorstellungen eines Modells zum Aufbau anpassungsfähigen Verhaltens (TEMBROCK [illegible]) wird der Primer-Effekt über den aktuellen Status des Organismus auf die Zentrale Struktur wirksam.
Im geschilderten Beobachtungsfall könnte die wiederholte Lautgebung der Muttertiere in Abhängigkeit von der Vigilanz der Jungtiere die spätere Wirksamkeit der "Wecklaute" vorbereitet haben. Durch einen geeigneten Tonus wäre ein Einschleichen der Weckreaktion denkbar. Ein schrittweiser Aufbau des Wachheitsniveaus könnte immer dann erfolgen, wenn keine Gefahr besteht, die eine schnelle Reaktion auf die mütterlichen Laute erfordern würde. Der schonende Übergang vom Schlaf zur Wachheit hat sich möglicherweise als optimales Prinzip herausgebildet. Die Aktivierung erfolgt über Schaltkreise in der Formatio reticularis, die die Hirnrinde aktivieren, so daß die über die Sinnesbahnen einlaufenden Erregungen wahrgenommen werden können (FRENCH 195[illegible]).

### 3.5.4. Schutz und Verteidigung

Viele Tierarten verfügen über akustische Signale, die bei Gefahr emittiert werden und den Artgenossen beispielsweise vor einem Freßfeind warnen.
So rufen Ziesel (Citellus citellus) und Murmeltier (Marmota marmota), bevor sie vor einem Raubfeind flüchten (EIBL-EIBESFELDT 1969). Verschiedene Singvogelarten äußern ähnliche Rufe, wenn ein Raubvogel ihr Revier überfliegt. Der enge Frequenzbereich und die gleichbleibende Intensität erschweren die Ortung des Senders. Die Rufe haben gleichfalls die Funktion, Artgenossen eine Gefahr anzuzeigen (MARLER 1956).
Oft reagieren Artgenossen auf die Notrufe eines vom Feind ergriffenen. Junge werden dabei selbst gegen Angreifer der gleichen Art verteidigt.
Rhesusaffen greifen beispielsweise den vertrauten Pfleger an, wenn dieser ein Tier aus der Gruppe fängt und dieses den Notruf ausstößt (EIBL-EIBESFELDT 1969).

Bis zu einem Lebensalter von etwa 35 Tagen löst das Anheben von Jungkatzen im Nackenfell Tragestarre aus, die der Tragestarre beim Jungentransport durch die Mutter entspricht. Die Jungtiere verhalten sich völlig stumm.
Zu einem späteren Zeitpunkt äußern Jungkatzen intensive, teilweise gedehnte Laute beim Anheben im Nacken- oder Rückenfell (physischer Stress). Ähnliche Laute emittieren sie auch bei vom Muttertier ausgelösten Beißkontakten. Die Mutterkatze verfolgt das Jungtier, beißt es in Rücken- oder Bauchfell. Die Jungkatze verharrt zunächst und äußert gedehnte Schmerzlaute, die beim Muttertier keine unmittelbare Verhaltensänderung bewirken. In Reaktion auf diesen Stress wird beim Jungtier ein System von Verteidigungsreaktionen mobilisiert, das die Aktivierung der hormonalen Drüsen wie z.B. Hy-

Hypophyse und Nebennieren einschließt (LEVINE 1971). Kann sich das Jungtier von den Zugriffen der Mutter befreien, so flüchtet es.
Kennzeichnend für Phonationen unter Stresseinwirkung ist ihre starke zeitliche Dehnung.
Wie durch die spektrale Analyse belegt werden konnte, ist die Anzahl harmonischer Schwingungen in diesen Lauten verringert. Die obengenannten Kennzeichen entsprechen der allgemeinen Tendenz, die DETTER, KOFF und GREEN (1947) bei der Analyse menschlicher Stresslaute fanden.
JÜRGENS (1971) wies zusätzlich auf die größere Lautheit und auf die Verschiebung des Intensitätsschwerpunktes auf höhere Frequenzen hin. Diese Verlagerung der Intensität als Ausdruck zunehmender Erregung gilt sowohl für menschliche als auch für tierische Laute.

Junge und erwachsene Katzen äußern unter physischer Belastung Laute von nahezu linearem Signalverlauf. Die Frequenzänderung der Einschwingphase beträgt o,4 kHz, der Signalverlauf erreicht dann einen stationären Wert und schwingt unter Frequenzabfall von o,2 kHz aus (Abb.44 $2a_1$, S.1o2).
Jungtierlaute, durch physischen Stress provoziert, wurden auf die Veränderung ihrer physikalischen Parameter unter Alterseinfluß untersucht. Die Laute aller Jungtiere von W A IV im Alter von 54 bzw. 75 Tagen wiesen keine signifikanten Unterschiede (Irrtumswahrscheinlichkeit 5%) auf [1].
Ein Vergleich dieser Signale mit Lauten der Mutterkatzen (AI, AIII, AIV, AV, BI), die durch gleichen physischen Stress ausgelöst wurden, zeigten Unterschiede in der Periodizitätsfrequenz $f_o$ und in Frequenzbereich

[1] Weitere statistische Angaben befinden sich im Anhang

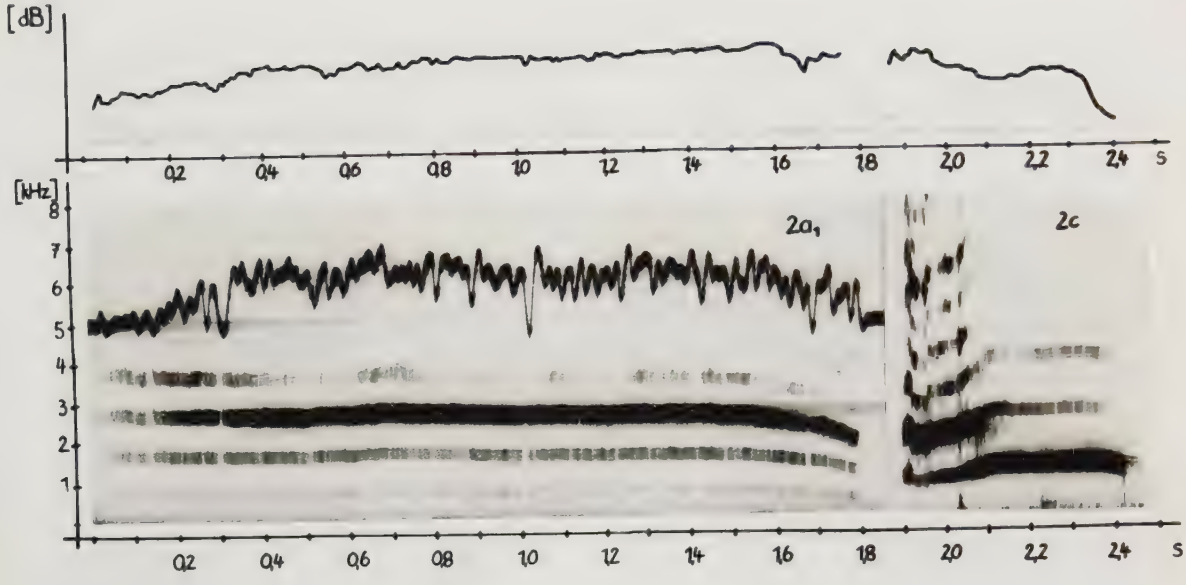



Abb.44 Durch physische Belastung provozierte Laute (2a$_1$, 2c)
Bei Lauttyp 2a$_1$ wurde im Sonagramm zusätzlich der Gesamtpegel aufgezeichnet

der Grundfrequenz. Für die adulten Tiere lagen diese Werte signifikant tiefer ( $f_o$ adult: 0,41 kHz, $f_o$ juvenil: 0,67 kHz; Frequenzbereich der Grundfrequenz: adult: 0,35 bis 0,73 kHz, juvenil: 0,64 bis 1,26 kHz). In Übereinstimmung mit JÜRGENS (1971) lag die Frequenz maximaler Intensität nie in der Grundfrequenz, sondern wies die Verlagerung in höhere Frequenzbereiche auf. In der Regel wird sie bei 1,8 kHz gefunden. Die unter physischem Stress emittierten Laute der untersuchten juvenilen und adulten Katzen zeigten in jedem Fall eine starke zeitliche Dehnung, die sich als Ausdruck einer erhöhten Erregungslage werten läßt.

Lauttyp 2c (Abb.44, S.162) weist eine durchschnittliche Dauer von 0,5 s auf, die Periodizitätsfrequenz liegt bei 0,9 kHz. Während der Einschwingphase, die durch einen Frequenzanstieg von 0,7 kHz gekennzeichnet ist, liegt die Frequenz maximaler Intensität in der 1.Harmonischen und verlagert sich innerhalb des stationären Signalverlaufes in die Grundfrequenz.

Am Lauttyp 2b (Abb.45 $2b_1$, S.163) sind die schnellen und kurzfristigen Änderungen im Frequenzverlauf der Harmonischen auffällig. Dieses sonagraphische Bild deutet auf starke und plötzliche Änderungen im Artikulationssystem.

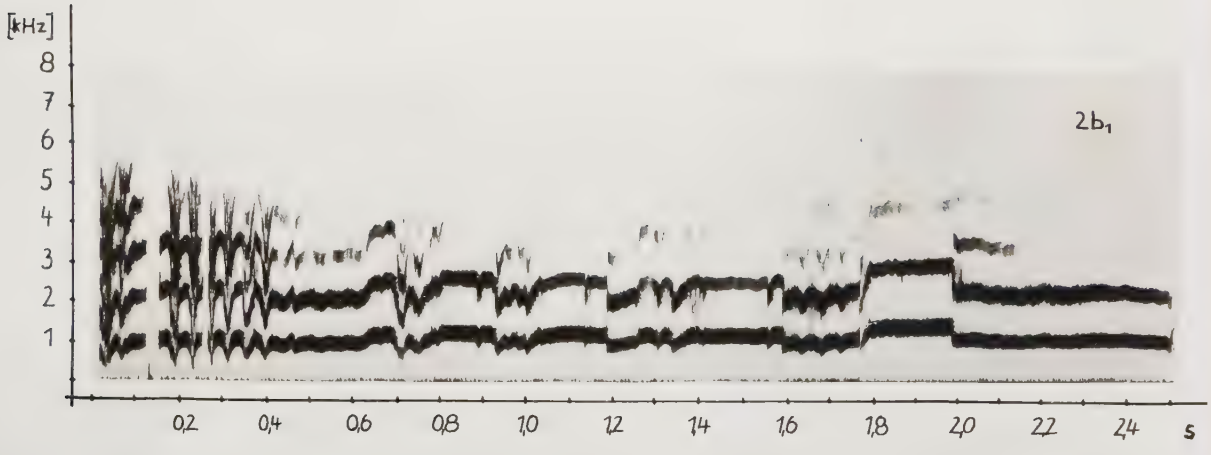



Abb.45 Jungtierlaut (Typ 2b) im Alter von 54 Tagen durch physischen Stress ausgelöst

Die Langlaute könnten als Indikator des Erregungsgrades betrachtet werden. Bei der Aufzeichnung dieser Jungtierrufe lief die Mutterkatze (A IV, A V, B II) auf das Jungtier zu und gurrte. Dieses Gurren entsprach den auf S. 82 beschriebenen Lauttypen 5c und 5d.
Die Lautgebung der Jungtiere waren von heftigen, meist erfolgreichen Befreiungsversuchen unter Kratzen und Beißen begleitet.
Lauttyp 2b wurde mit analogem Signalverlauf spontan von Mutterweibchen A IV während der Geburt und später bei den Weibchen AI, AIII, AV auf Anheben in Nacken- bzw. Rückenfell registriert. Der Vergleich mit den physikalischen Parametern entsprechender Jungtierlaute ergab weitgehende Übereinstimmung, lediglich die Frequenz maximaler Intensität lag für die Mutterkatzen signifikant höher (adult: 2,73 kHz, juvenil $f_o$: 1,61 kHz).

Der Laut gemäß Abb.46, S.104) kann auch durch physische Belastung ausgelöst werden. In der Einschwingphase fällt die Frequenz im Mittel um 1,2 kHz ab, bis zum Lautende wird dann das Frequenzniveau der Harmonischen beibehalten. Die Periodizitätsfrequenz liegt bei 1 kHz, die Grundfrequenz zwischen 1,92 kHz und 0,72 kHz. Die Formantfrequenz $v_1$ liegt in der Grundfrequenz bei 1,0 kHz.

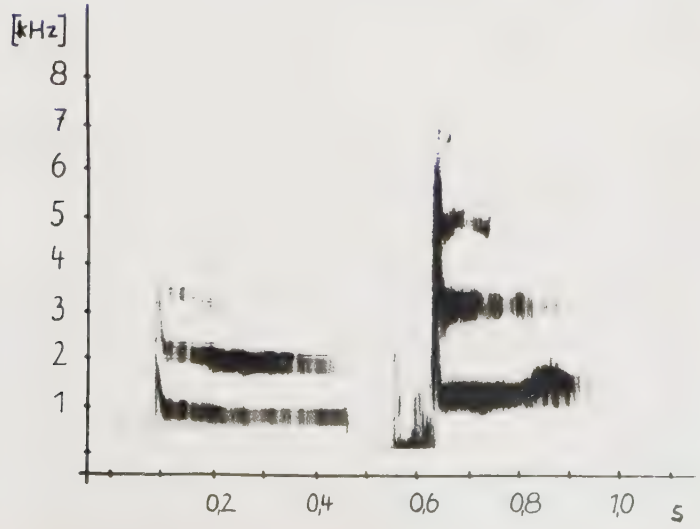



Abb.46 Durch physische Belastung [illegible]

Abb.47, S.105, gibt das Sonagramm eines Lautes wieder, den ein Jungtier (Jt 3, Wurf I, 43 Tage) bei Anheben im Rückenfell äußerte. Der Laut geht weit über 16 kHz in seinem Frequenzumfang hinaus, er klingt mehrsilbig. Intensitätsschwerpunkte liegen bei 2,5 und 3,5 kHz. Mit seinen schnellen Frequenzänderungen pro Zeiteinheit erinnert dieser Laut an einen Vogeltriller.

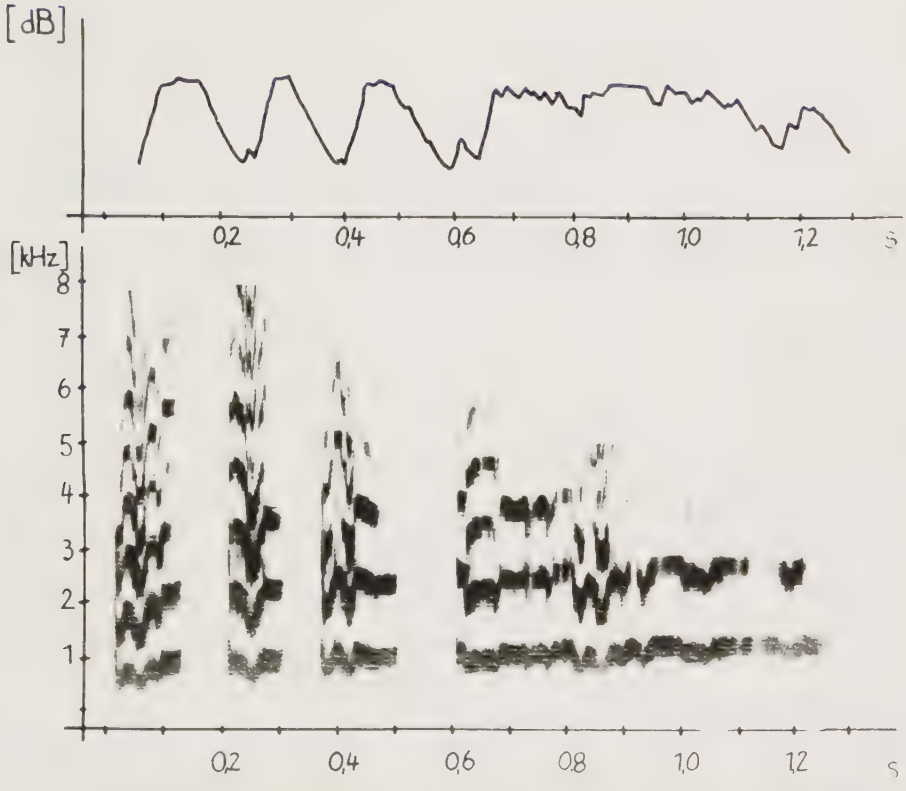



Abb.47 Jungtierlaut durch physischen Stress ausgelöst ( Jungtier 48 Tage alt )

Als Folge sozialer Isolierung von Jungtieren aus dem Verband von Mutter und Wurfgeschwistern treten Verlassenheitslaute auf, deren Einschwingphase einen schnellen Frequenzanstieg um 0,6 kHz zeigt. Die Frequenz fällt dann wieder allmählich um etwa 0,4 kHz ab. Die Formantfrequenz $v_1$ liegt bei 1,74 kHz. (Abb.43 3e, S.106).

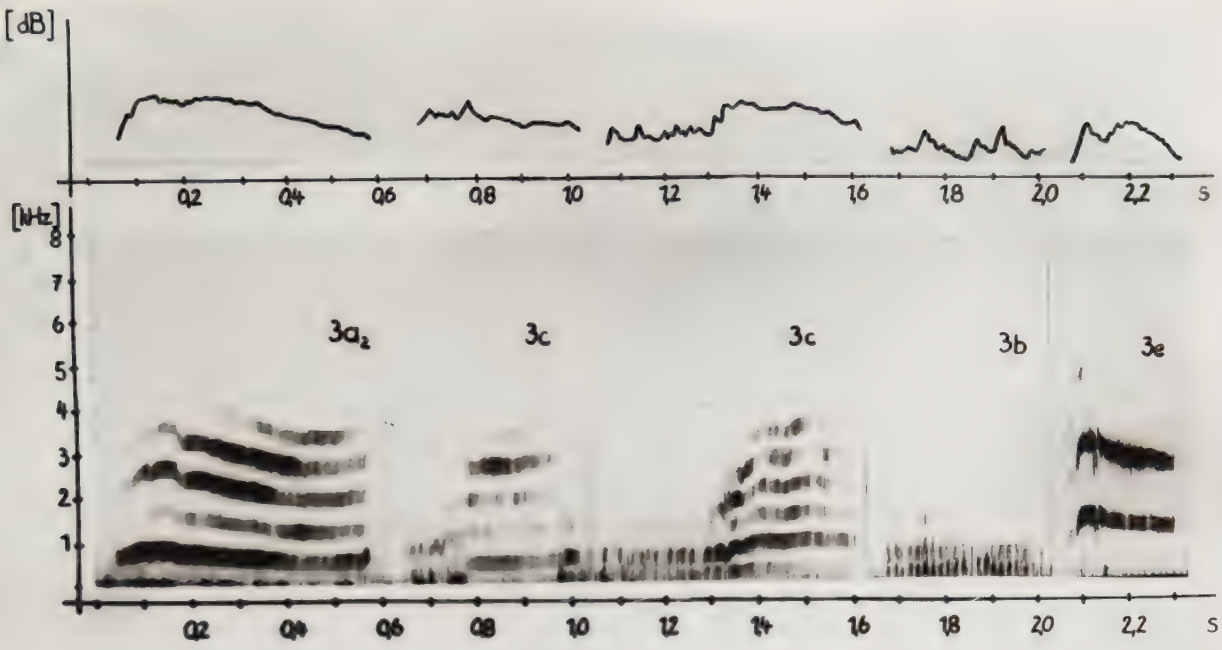



Abb.48 Lauttypen unter Bedingungen der "sozialen" Isolierung $3a_2$, 3b, 3c adult, 3e juvenil

Ein Vergleich von Jungtierlauten Typ 3e und Lauten der adulten Katze A III zur Zeit der Trächtigkeit (Abb.48 $3a_2$, S.106) wiesen Ähnlichkeiten im Signalverlauf auf und wurden deshalb in ihren physikalischen Parametern verglichen.
Bis auf annähernde Gleichheit in der Frequenzänderung der Einschwingphase lagen für alle anderen Meßwerte signifikante Unterschiede vor. [1]

Weibchen A III wurde mit einem gleichaltrigen Kater (Wurfgeschwister) gemeinsam gehalten. Bei Einzelhaltung äußerte dieses Männchen Langfolgen, deren Lauttyp

[1] Weitere statistische Angaben befinden sich im Anhang

dem Laut 3a$_2$ des Weibchens A III bei "sozialer" Isolierung (Stress) entsprach. Der Vergleich der statistischen Kennwerte beider Laute wies für das Männchen eine größere Periodizitätsfrequenz (F$_p$ ♂ : o,33 kHz, ♀: o,25 kHz) und eine größere Frequenzvariation in der Einschwingphase (♂ : o,29 kHz, ♀ : o,18 kHz) auf.
Das adulte Männchen emittierte zeitweilig Laute, die verstärkt während der Ranz auftraten und dem Lauttyp 7a (Abb.S.72) entsprachen. Die spontanen Laute infolge sozialer Isolierung (sozialer Stress) und die Ranzlaute des Männchens sind weitgehend übereinstimmend.

### 4.5.5. Vergleichende Betrachtung der Ergebnisse zur strukturellen Analyse von Katzenlauten

Zur Analyse und Klassifizierung akustischer Signale von Säugern ist es möglich, Laute nach ihrem funktionellen Bezug bzw. nach ihrem wiederholten Auftreten in bestimmten Verhaltensbezügen zu ordnen (S.63). Nach ihrer Wirkung auf die Individualdistanz lassen sich affine und diffuge Signale abgrenzen. Kontaktlaute der neonatalen Periode und der Übergangsperiode wirken genau so affin, d.h. distanzvermindernd auf das Muttertier, wie die mütterlichen Kontaktlaute (z.B. Gurren) auf die Jungtiere. Defensivlaute (Knurren, Fauchen u.a.) haben distanzerhaltende bzw. -vergrößernde Wirkung auf den Artgenossen.

Die Anwendung der Sonagramm-Methode ermöglichte Aussagen über physikalische Parameter der situationsbezogenen Laute. Die Angaben beruhen auf dem Grundprinzip der sonagraphischen Analyse sprachlicher Signale, nach dem Lautäußerungen verschiedener artgleicher Individuen mehr ähnliche als unterschiedliche Merkmale aufweisen (POTTER, KOPP und GREEN 1947). Diese strukturelle Ähnlichkeit ist einerseits durch die grundsätzliche anatomische Über-

einstimmung im Bau des lauterzeugenden Systems bedingt und andererseits durch die den Individuen gemeinsame Beschränkung artikulatorischer Stellungen, die eine leichte und schnelle Übergangsbewegung von einem Lautelement zum anderen ermöglichen.

Die strukturelle Analyse der Katzenlaute ergab für verschiedene Situationen ähnliche Signalverläufe. Abb.49, (S.109) stellt die Beziehung ausgewählter stark schematisierter Signalstrukturen in Beziehung zu ihrem Auftreten in den definierten prägnanten Bezügen dar. Auf Grund dieser Ergebnisse wurden ähnliche Signalverläufe unterschiedlicher Situationen auf Identität ihrer physikalischen Parameter geprüft.

a. Situationsvergleich für Laute adulter Tiere

Laute mit fast linearem Signalverlauf (vergl.Abb.49, S.109; Signalstruktur 1) traten in allen Situationen bis auf die Ausnahme des sozialen Stress auf. Für Laute in stoffwechselbedingter Futtererwartung (Lauttyp $4c_2$) und bei physischer Belastung adulter Tiere ($2a_2$) wurde kein signifikanter Unterschied gefunden, so daß dieser Signalstruktur unter Voraussetzung der Hypothese situationsspezifischer Laute eine doppelte Funktion zukommen könnte. Die in Kontaktsituationen (Typ $5b_2$) und in Futtererwartung ($4c_2$) geäußerten Laute der Mutterkatzen, die in ihrem Signalverlauf auch der Signalstruktur 1 entsprechen, liegen bis auf die Frequenz maximaler Intensität im Bereich normaler Streuung und weisen keine signifikanten Unterschiede auf (Irrtumswahrscheinlichkeit 5%). Die Formantfrequenz $v_1$ der Kontaktlaute (Typ $5b_2$, s. 81) lag bei 1,98 kHz, die der Laute in Futtererwartung (Typ $4c_2$, S.105) bei 1,16 kHz. Dieser Unterschied ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% abgesichert.

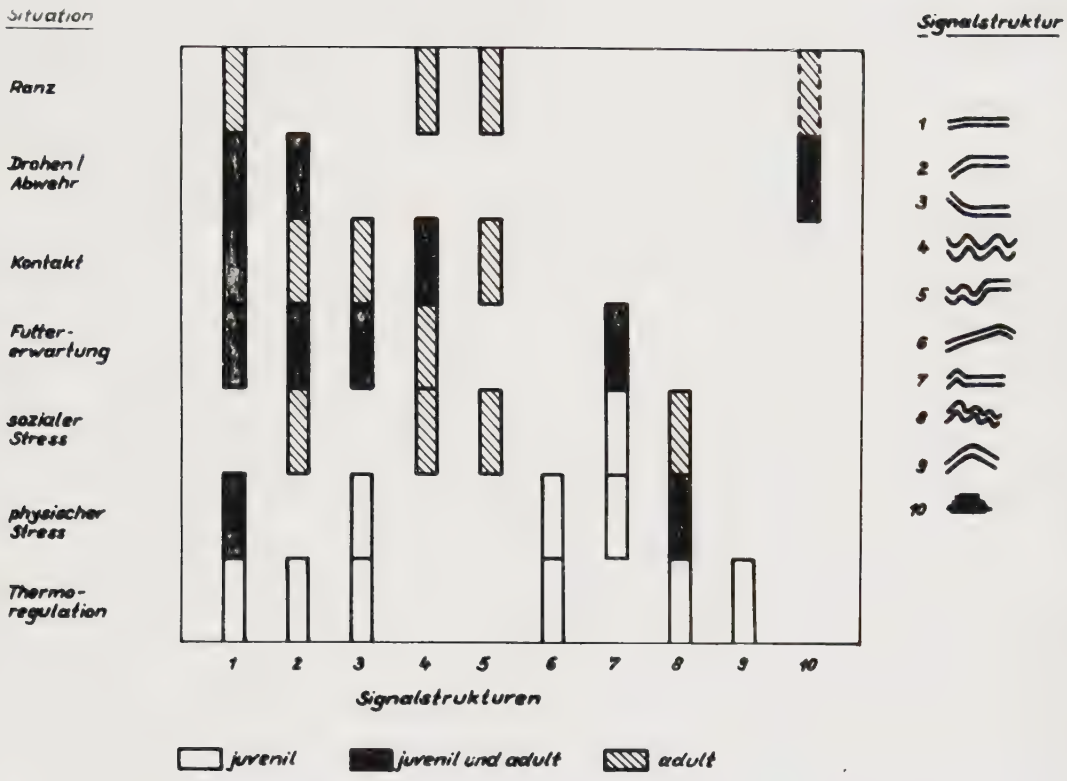



Abb.49 Ausgewählte, stark schematisierte Signalstrukturen typischer Katzenlaute in Beziehung zu ihrem Auftreten in definierten Situationen

Die Signalstruktur 4 entspricht dem Gurren (Lauttyp $5a_2$), das als typischer Kontaktlaut von der Mutterkatze während der Jungenaufzucht verstärkt geäußert wird. Gurren mit seinen rhythmischen Frequenzände - rungen wurde auch bei adulten Katzen im Rahmen des stoffwechselbedingten Verhaltens (Lauttyp $4b_2$) registriert. Ein Vergleich der Lauttypen $4b_2$ und $5a_2$ (Jungtiere älter als44 Tage) wies für die Kontakt - laute der Mutter ($5a_2$) eine signifikant kleinere Periodizitätsfrequenz $f_0$ von 0,7 kHz gegenüber dem

Lauttyp $4b_2$ unter Futtererwartung ($f_o$= o,26 kHz) aus. Die untere Frequenzgrenze der Grundfrequenz liegt bei Gurrlauten unter Futtererwartung höher (o,31 kHz) als bei Gurren in Mutter-Kind-Kommunikation (o,17 kHz).

Die Signalstruktur 5, die nur bei adulten männlichen (Lauttyp 7b) und weiblichen Tieren (5d) beobachtet wurde, weist Unterschiede in der Lage der Formantfrequenz $v_1$ für die verglichenen Lauttypen (7b, 5d) auf. Dieser Unterschied wurde nicht auf Signifikanz geprüft. Laute des männlichen Tieres während der Rana scheinen eine höhere Formantfrequenz (1,75 kHz) als Laute Typ $5d_2$ des weiblichen Tieres ($v_1$= 1,2+ kHz) zu haben.

b. Situationsvergleich für Laute juveniler Tiere

Ein Vergleich von Jungtierlauten der Signalstruktur 1 (s.Abb.49, S.1o9) zeigte bei Stresseinwirkung (Lauttyp $2a_1$, S.1o1), daß die Periodizitätsfrequenz ($f_o$=1,o2 kHz) und der Frequenzbereich der Grundfrequenz (o,6)-1,27 kHz) unter Stresseinwirkung signifikant höher lagen als bei Lauttyp $4c_1$ (S.1o4) unter Futtererwartung ($f_o$= o,59 kHz), Frequenzbereich der Grundfrequenz o,44 - o,91 kHz). Die höhere Erregungslage der Jungtiere unter physischem Stress könnte sich hier in den spektralen Parametern der Frequenz widerspiegeln.

Die Lauttypen $4c_1$ (Futtererwartung, S.1o4) und $5b_1$ (an das Muttertier adressierte Kontaktlaute, S.84 ) entsprechen gleichfalls der Signalstruktur 1 in Abb.49, S.1o9. Bis auf die Frequenz maximaler Intensität weisen diese Lautgruppen keine Unterschiede in ihren physikalischen Parametern auf. Bei Lauten unter Futtererwartung liegt die Frequenz maximaler Intensität signifikant höher (2,o2 kHz) als bei affiner Signalisierung (1,o8 kHz) im Mutter-Kind-Kontakt.

Die Signalstruktur 2 (Abb.49,S.1o9) kann als affiner Jungtierlaut (Lauttyp 1d, S.75) in der neonatalen und in der Übergangsperiode betrachtet werden. Einen ähnlichen Signalverlauf zeigen Laute in Futtererwartung (Lauttyp $4d_1$, S.1o3). Bei weitgehender Übereinstimmung in ihren physikalischen Parametern unterscheiden sich beide Lautgruppen in der Periodizitätsfrequenz ($f_{o/1d}$ = 1,55 kHz, $f_{o/4d_1}$ = o,5 kHz) und in der Frequenzänderung während der Einschwingphase ( 1d = 1,55 kHz, $4d_1$ = o,38 kHz). Da beide Lauttypen zu unterschiedlichen Zeitpunkten in der Ontogenese auftreten, kann angenommen werden, daß sich die Lautform 1d als ontogenetische Frühform mit zunehmendem Alter der Tiere verändert. Die Periodizitätsfrequenz und die Frequenzänderung während der Einschwingphase werden kleiner.

Die Signalstruktur 3, durch starken Frequenzabfall in der Einschwingphase charakterisiert, wurde für juvenile Laute in den Situationen Futtererwartung (Lauttyp $2d_1$ S.1o4)und physischer Stress (Lauttyp $4e_1$, S.1o3) verglichen. In den Grenzen einer natürlichen Streuungsbreite gab es keine Unterschiede zwischen beiden Lauttypen in der Dauer, der Frequenzänderung während der Einschwingphase und in dem Frequenzbereich der Grundfrequenz.
Die Periodizitätsfrequenz des Lauttyps $2d_1$ war signifikant höher ($f_o$ = 1,e5 kHz) als der entsprechende Wert des Lauttyps $4e_1$ ($f_o$ = o,57 kHz).
Die Frequenz maximaler Intensität ergab für Laute unter Futtererwartung einen höheren Wert (2,16 kHz, Stress: 1,o5 kHz)

Unter der Voraussetzung signifikant abgesicherter Unterschiede physikalischer Parameter von Jungtier- und Muttertierlauten mit identischem Signalverlauf (Tab.6), sind nachfolgende zusammenfassende Aussagen möglich:

Tab. 1 Signifikanzvergleich zwischen ausgewählten Lauten juveniler und adulter Tiere (Irrtumswahrscheinlichkeit 5 %)

| Lauttypen juvenil / adult | t | $f_o$ | $s_e$ | $f_1$ Minimum | $f_1$ Maximum | $f_1$ Max. A) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $2a_1$ / $2a_2$ | - | 1 | - | 1 | 1 | - |
| $2b_1$ / $2b_2$ | - | - | - | - | 1 | 2 |
| $4c_1$ / $4c_2$ | 1 | 1 | - | - | - | 1 |
| $4d_1$ / $4d_2$ | - | - | - | - | - | 2 |
| $4e_1$ / $4e_2$ | 1 | 1 | - | - | - | - |
| $5a_1$ / $5a_2$ | 1 | 1 | - | 1 | 1 | 1 |
| $5b_1$ / $5b_2$ | 1 | 1 | - | - | - | 2 |
| $6a_1$ / $6a_2$ | - | - | - | - | - | 2 |

Zeichenerklärung: - kein signifikanter Unterschied
1 signifikant größerer Wert bei Jungtierlauten
2 signifikant größerer Wert bei Lauten adulter Tiere
A) weitere Erklärungen S. 25,26

1. Die Periodizitätsfrequenz $f_o$ in den Lauten juveniler Tiere ist situationsabhängig immer größer als die Periodizitätsfrequenz bei entsprechenden Muttertierlauten.

2. Unter der Bedingung der Futtererwartung und im Mutter-Kind-Kontakt sind Jungtierlaute länger als Muttertierlaute.

3a. Die Frequenz maximaler Intensität liegt bei an Jungtiere adressierten Kontaktlauten (Lauttyp $3a_2$), unter physischem Stress (Lauttyp $2b_2$) und bei Futtererwartung (Lauttyp $4d_2$) höher als bei vergleichbaren Jungtierlauten.

3b. Die Frequenz maximaler Intensität in den Jungtierlauten ist unter Futtererwartung (Lauttyp $4c_1$) und im Kontaktverhalten zum Muttertier (Lauttyp $5b_1$) signifikant [illegible]

4. Der Frequenzbereich der Grundfrequenz, d.h. die obere bzw. untere Frequenzgrenze, ist bei Jungtieren eindeutig größer als bei adulten Tieren.
Bei Vergleich von Lauttypen mit ähnlichem Signalverlauf in unterschiedlichen Situationen läßt sich die Periodizitätsfrequenz $f_o$ nach ihrer Größe ordnen. Signale mit dem größten $f_o$-Wert treten bei Jungtieren in der neonatalen Periode auf, eine Verkleinerung des $f_o$-Wertes liegt bei psychischer Belastung vor, eine weitere Verringerung folgt unter ernährungsbedingter Futterverwertung. In diesen prägnanten Bezügen bleibt die Periodizitätsfrequenz jedoch immer größer als der $f_o$-Wert vergleichbarer akustischer Signale adulter Tiere, im speziellen Fall der Muttenkratzen.

Um zu überprüfen, ob zwischen den ausgewählten physikalischen Parametern eines Lauttyps bestimmte Abhängigkeiten bestehen, wurden für diese Parameter die Korrelationskoeffizienten ermittelt [1]. In keinem der untersuchten Lauttypen bestand eine korrelative Abhängigkeit der Periodizitätsfrequenz $f_o$, der der oberen Frequenzgrenze der Grundfrequenz und der Frequenz maximaler Intensität von der Lautlänge (Ausnahme S.114).
Die Dauer eines Lautes scheint als Ausdruck des emotionalen Status in keiner Weise die Ausbildung der anderen Parameter eines Lautes zu beeinflussen.
Für die analysierten Jungtierlauttypen $4d_1$, $5b_1$ wurde eine positive Korrelation zwischen der Periodizitätsfrequenz $f_o$ und der oberen Frequenz der Grundfrequenz gefunden. Bei dem Jungtierlauttyp $4e_1$ bestand eine negative Korrelation zwischen der Periodizitätsfrequenz, der oberen Frequenz der Grundfrequenz und der Frequenz maximaler Intensität. Gleichzeitig waren die obere Frequenz der Grundfrequenz und die Frequenz maximaler Intensität positiv miteinander korreliert.

1) Die entsprechenden Korrelationsmatrizen befinden sich im Anhang, die Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt -wenn nicht anders angegeben- 5 %.

Der Jungtierlauttyp 1b (vergl.S.75) weist als angeborenes akustisches Signal abgesicherte korrelative Beziehungen zwischen allen physikalischen Parametern auf. Die Periodizitätsfrequenz $f_o$, die obere Frequenzgrenze der Grundfrequenz und die Frequenz maximaler Intensität sind positiv mit der Lautlänge korreliert. Gleiche Abhängigkeiten liegen für die obere Frequenzgrenze der Grundfrequenz und der Frequenz maximaler Intensität von der Periodizitätsfrequenz vor.
Eine Interpretation dieses Ergebnisses würde die Vermutung bekräftigen, daß die neonatalen Jungtierlaute bis auf die Anzeige eines allgemeinen Pflegebedarfes (z.B. Körperpflege, Wärmeschutz, Ernährung) keine besonderen Informationen enthalten.

Für den Jungtierlaut Typ 1d (S.75) existieren keinerlei korrelative Abhängigkeiten zwischen den einzelnen Parametern. Resultierend aus diesen Befunden ließe sich bereits ein spezieller Informationsgehalt vermuten, da zwischen der Ausprägung der einzelnen physikalischen Parameter keine Beziehungen zu bestehen scheinen. Die weitere Veränderung des Lautes im Verlauf der Ontogenese könnte diese Annahme stützen (S.111).

Bei dem Jungtierlaut $2a_1$ (physischer Stress) sind die Periodizitätsfrequenz und die obere Frequenzgrenze der Grundfrequenz negativ, die Frequenz maximaler Intensität dagegen positiv mit der Lautlänge korreliert (Irrtumswahrscheinlichkeit 1 %).
Diese Ergebnisse würden für die diskutierte Beteiligung des emotionalen Systems (S. 113) sprechen.

Für den Lauttyp $5b_2$ (Kontaktlaut des Muttertieres) wurde lediglich eine positive Abhängigkeit der Periodizitätsfrequenz von der Lautlänge gefunden.

Lauttyp Ga$_2$ (abbiesteendes Tier im fremden Territorium) ergab bei Überprüfung der entsprechenden physikalischen Parameter eine positive korrelative Beziehung zwischen der Periodizität/Frequenz und der Frequenz maximaler Intensität.

### 3.6. Ergebnisse der Kommunikationsexperimente zur akustischen Mutter-Kind-[illegible]

Nach FALKENORTH (1959) ist bei der [illegible] volle Hörfähigkeit [illegible] in der neonatalen Periode vorhanden, zu einem Zeitpunkt, an dem die Augen noch geschlossen sind. Junge Hundewelpen reagieren in dieser Entwicklungsphase noch nicht auf akustische Reize (SCOTT 1958). Vom Verhaltensrepertoire abhängig, findet sich bei Haushunden zwischen dem 18. und 14. Lebenstag der [illegible]. Damit sind die Voraussetzungen für einen bidirektionalen, akustischen Kontakt zwischen Mutter- und Jungtier gegeben.
Eigene Untersuchungen ergaben, daß Jungtiere im Alter von 21 Tagen Lockattrappen des eigenen Muttertieres signifikant häufiger beantworteten, als entsprechende Attrappen eines fremden Muttertieres ([illegible]).
Unter gleichen Bedingungen wurde die Reaktion der Jungtiere des Wurfes A VI auf Mutter-Attrappenangebot untersucht.
Tab.7 gibt eine Übersicht zur [illegible] während der geänderten Bedingungen in unterschiedlichen Altersstufen der Jungtiere.

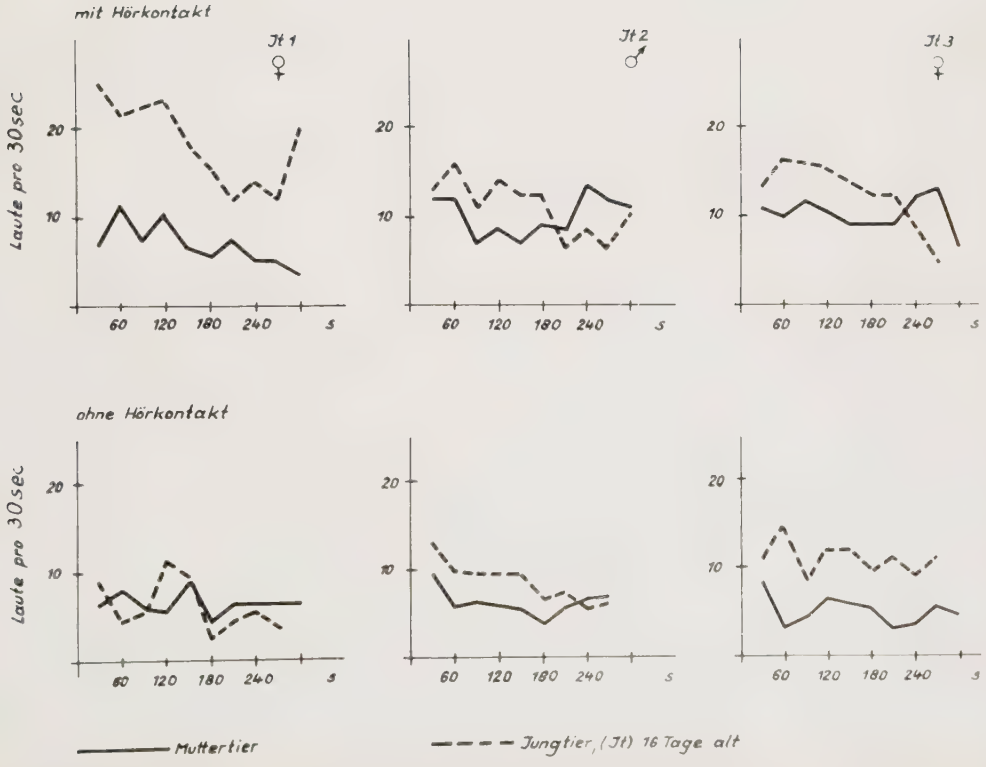
Tab.7 Absolute Lautäußerungshäufigkeit von Jungtieren unterschiedlicher Altersstufen während und nach Attrappenangebot eigener (A1) und fremder (A2) Muttertierlaute (n=6)

| Lebensalter (Tg.) | Initialphase | A 1 | nach A 1 | A 2 | nach A 2 |
|---|---|---|---|---|---|
| 33 | 30 | 8 | 14 | 7 | 11 |
| 43 | 16 | 6 | 16 | 4 | 6 |
| 57 | 21 | 9 | 13 | 3 | 10 |
| 64 | 2[illegible] | 6 | 5 | 4 | 6 |
| 73 | 9 | 1 | [illegible] | – | [illegible] |

In der Initialphase, d.h. innerhalb der ersten Minute nach Einsetzen der Tiere in die Schallbox, war die akustische Aktivität unabhängig vom Lebensalter am größten.
Dieses Ergebnis bei Jungkatzen entspricht den Beobachtungen über das Verhalten von Rhesusaffenkindern, wenn sie von ihren Müttern isoliert wurden ( SUOMI, HARLOW and DOMEK (1970). In der Initialphase zeigten Affenkinder einen markanten Anstieg ihrer motorischen Aktivität und in der Häufigkeit ihrer Vokalisation.
Die Lautattrappen der eigenen Mutter wurden häufiger von Jungkatzen beantwortet als Attrappenlaute eines fremden Muttertieres. Im Verlaufe der Entwicklung verminderte sich die Häufigkeit der Antwortreaktionen auf Muttertierlaute, gleichzeitig nahm die Anzahl der emittierten Laute nach Attrappenangebot ab. Mit wachsender Selbständigkeit der Jungtiere verliert die Anwesenheit der Mutter, die in der Neonatalen und in der Übergangsperiode essentiell ist, an Bedeutung. Die Muttertierattrappen induzieren nur noch in geringem Umfang akustische Aktivität bei den Jungtieren.

Im Alter von 16, 25, 63 und 72 Tagen wurde die wechselseitige akustische Kommunikation zwischen Mutter A VI und den Jungtieren A VI auf ihre Häufigkeit pro Zeiteinheit analysiert (s. 2.4. S.47 ). Um die unterschiedliche Reaktion der Jungtiere zu zeigen, wurden in den Abb. 50, 51, 52 die gemittelten Absolutwerte für jedes Individuum getrennt graphisch dargestellt. Die Angaben beruhen auf jeweils 4 Versuchen pro Individuum und Lebensalter bei akustischem Kontakt mit dem Muttertier und ohne Hörkontakt mit der Mutterkatze.

Bei 16-tägigen Jungkatzen lag bei Hörkontakt die akustische Aktivität weit über der des Muttertieres (Abb.50, S.117, 16 Tage). In diesem Alter haben Jung-


mit Hörkontakt
Jt 1
Jt 2
Jt 3
Laute pro 30sec
20
10
60
120
180
240
s
ohne Hörkontakt
Muttertier
Jungtier, (Jt) 16 Tage alt

Auch bei 15-tägigem Jungtier [illegible] akustische Aktivität über der des Mutter[illegible], beim wechselseitige Kommunikation ermöglicht wurde. (Abb.51, 25 Tage, S.118). In den nachfolgenden Versuchen ohne Hörkontakt verhielt sich Jungtier 1 [illegible], während den 4 Versuche wurden innerhalb von [illegible] insgesamt nur 7 Laute emittiert, nach Versuchsende entfaltete dieses Tier das gewohnte Verhaltensrepertoire extremer Unterlegenheit. Es drückte sich in eine Ecke des Käfigs und wehrte unter Katzenhieben, Fauchen und Spucken die Bemühungen des Experimentators ab, es aus der Ecke zu nehmen. Jungtier 1 demonstrierte in eindrucksvoller Art und Weise die wirkungsvollen Verhaltensweisen distanzvergrößernder Defensivverhaltens.

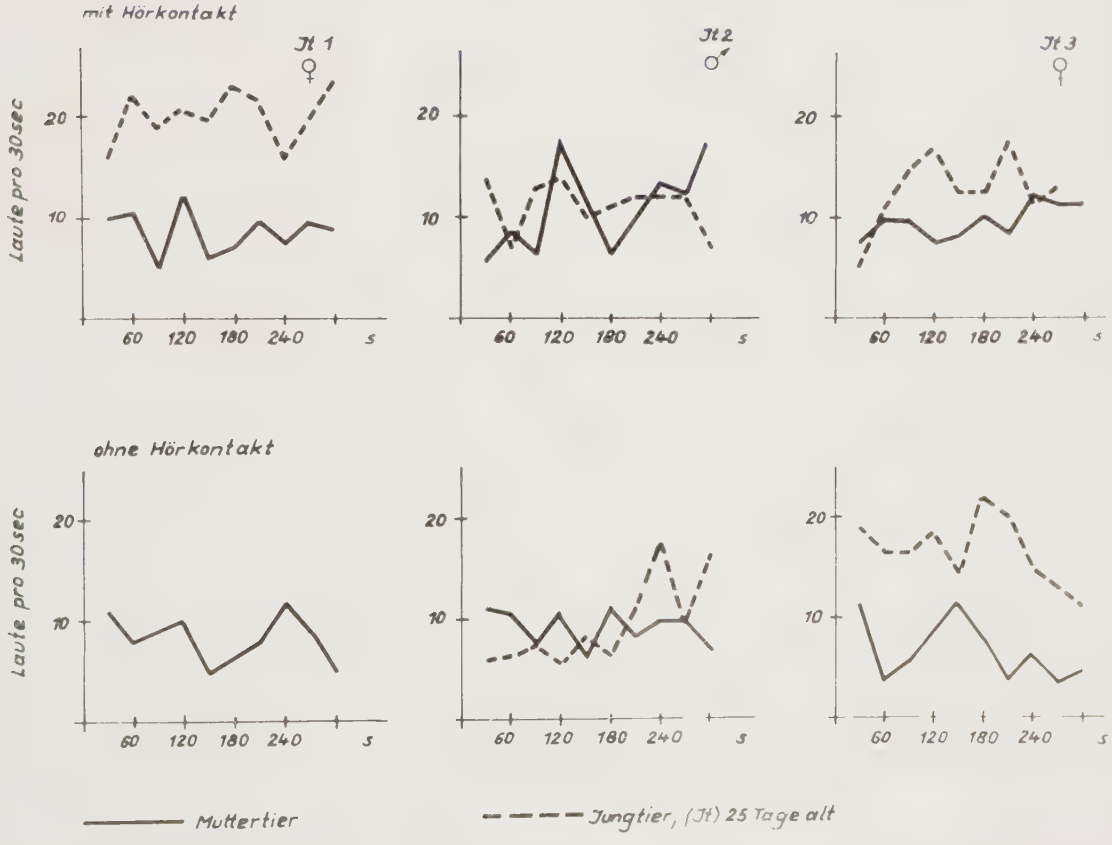



Abb.51 Wechselseitige akustische Kommunikation zwischen Mutter- und Jungtier (Jungtier 25 Tage alt)

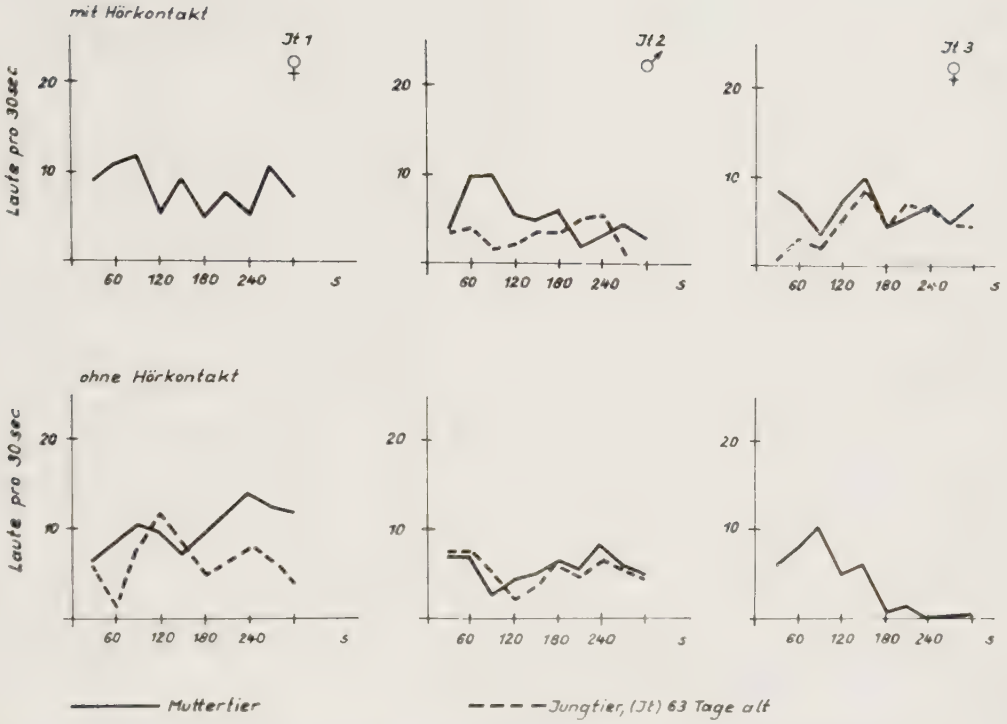



Abb. 52 Wechselseitige akustische Kommunikation zwischen Mutter- und Jungtier (Jungtier 63 Tage alt)

Im Alter von 63 Tagen emittierte Jungtier 1 nur noch 2 Laute in Reaktion auf die Muttertierlaute während des akustischen Kontaktes in der gesamten Versuchsserie (Abb. 52, 63 Tage, S. 119). Die allgemeine akustische Aktivität aller Jungtiere hatte sich in Abhängigkeit vom Lebensalter vermindert. Sie lag unter der Aktivität des Muttertieres.

Im Alter von 72 Tagen reagierte keines der Jungtiere auf die akustischen Signale des Muttertieres während der Periode des Hörkontaktes. Zu diesem Zeitpunkt zeigte die Mutter Verhaltensweisen, die auf einen Oestrus schließen ließen. Die Berührung des Rückens unter leichtem Druck löste bei ihr die lordotische Krümmung aus und die Begattungsstellung wurde einge-

nommen. Somit würde sich die große akustische Aktivität des Muttertieres mit der Fortpflanzungsstimmung erklären lassen. Die Jungtiere blieben völlig inaktiv. In den beschriebenen Fällen müssen die Ranzlaute des Mutterweibchens für die Jungtiere nicht semantisch belegt gewesen sein. Die akustischen Signale waren nicht an die Jungtiere, sondern an einen potentiellen adulten Fortpflanzungspartner adressiert.
Hier deutet sich die Wichtigkeit eines adäquaten Adressaten als eine der Voraussetzungen für eine erfolgreiche informationelle Kopplung zwischen Sender und Empfänger an.

4. Diskussion

Dem Pflegesystem als gruppenbezogen definierter Partnerschaft kommt speziell bei [illegible] zentrale Bedeutung der Erhaltung der Art und (der Stabilisierung) der sozialen Organisation innerhalb einer Population zu. Durch die besondere Form der Brutpflege sind die Jungtiere über einen längeren Zeitraum vom Muttertier abhängig. Dabei ist eine erfolgreiche Synchronisation zwischen mütterlichem Verhalten und [illegible] Ansprüchen selektiv begünstigt worden, so daß sich ein Pflegesystem mit [illegible] zwischen Mutter und Jungtieren stabilisierte. Im Pflegesystem ist der Ausbau der Kommunikation unter Einbezug der optischen, chemischen und mechanischen, d.h. taktilen und akustischen Informationsübertragung vorrangig durch den funktionellen Bezug geprägt worden.
Der Entwicklungsgrad nesthockender und nestflüchtender Säugerjungen bei Geburt unterstreicht die allgemeine Notwendigkeit kommunikativer Bindungen zwischen Mutter und Jungtier im Dienste der Arterhaltung (HASSENSTEIN 1970).
Besonders bei Nestflüchtern muß das Erkennen zwischen Mutter und Jungtier gesichert sein. Diese Jungtiere sind der aktiven Ortsveränderung fähig, bei vielen Herdentieren kennen sich Mutter und Junges gewöhnlich. Individuelles Erkennen wird durch [illegible] ermöglicht. Bei [illegible] ist der akustische Kanal für die Ausbildung des Mutter-Kind-Kontaktes bedeutsam (ESPMARK 19[illegible], 1967). Bei [illegible] erkennen sich die Individuen vorrangig olfaktorisch, der stimmliche Kontakt hat dabei untergeordnete Bedeutung (ESPMARK 19[illegible]). Von verschiedenen Autoren wird die Bedeutung olfaktorischer Reize für die Stabilisierung der Mutter-Kind-Beziehungen betont (SMITH [illegible], [illegible] et al. [illegible], [illegible] 1966 bei Schafen, COLLIAS 1956, KLOPFER und GAMBLE 1966, RUDGE 1970 bei Ziegen, ESPMARK 1969 beim Reh).

SAMBRAUS (1971) untersuchte vergleichend die Entwicklung des Mutter-Kind-Kontaktes bei verschiedenen Wiederkäuerarten und stellte dabei eine zeitliche Hierarchie der beteiligten Sinnesorgane am Aufbau von Mutter-Kind-Beziehungen fest. Das individuelle Erkennen erfolgt bei Huftieren zunächst olfaktorisch und wird später durch akustische und optische Stimuli unterstützt. So lockt bei einigen Corviden (Rothirsch, Reh, Damhirsch) die Mutter ihr Jungtier durch flötende Laute von seinem Ablegeplatz (DITTUS 1966).
HINDE (1968) unterscheidet zwischen der mütterlichen Reaktion per se und dem eigentlichen Prozeß der Individualerkennung, da Ziegen-Mütter unmittelbar nach der Geburt, wenn die eigenen Lämmer entfernt worden waren, andere, sogar ältere Jungtiere akzeptierten.

Nesthocker mit wenig entwickelten sinnesphysiologischen und motorischen Leistungen sind zunächst an ihren Geburtsplatz gebunden. Die Annäherung zwischen Pflegendem und Gepflegtem ist zu diesem Zeitpunkt nur unidirektional vom Muttertier möglich.
In den ersten Lebenstagen ist ein Nestsäugling noch nicht in der Lage, seine physiologischen Bedürfnisse eigenständig zu befriedigen. Der erfolgreiche Vollzug von Pflegehandlungen muß also durch aktiv wirkende Pflegesignale (HEMMECKE 1971) gewährleistet sein. Ihre Wirksamkeit beruht auf der motivationellen Grundlage des Pflegeverhaltens beim Muttertier, dessen Verhalten durch die Geburt der Jungtiere wesentlich modifiziert wird. Die Veränderung des hormonellen Status beim Muttertier bewirkt eine erhöhte Sensibilisierung und Ansprechbarkeit auf Pflegereize.

Für die Hauskatze gelten die Befunde von SAMBRAUS zum Einfluß der Sinnesorgane auf den Aufbau der Mutter - Kind -Beziehungen in ähnlicher Weise. Die primären In-

teraktionen zwischen Mutterkatze und ihren Nestlingen beruhen auf olfaktorischen Reizen. Innerhalb der Ontogenese erreicht der Geruchssinn zuerst seine volle Funktionsfähigkeit, ihm folgt die sich entwickelnde Leistungsfähigkeit von Auge und Gehör. Es wird so verständlich, daß die wechselseitigen Kontakte zwischen Mutter und Jungtieren zunächst über den chemischen Kanal aufgebaut werden. Mit fortschreitender Reifung der Rezeptorsysteme innerhalb der Ontogenese werden die anderen Sinnesorgane - verstärkt der akustische Kanal - in den Ausbau wechselseitiger Mutter-Kind-Beziehungen einbezogen.
Mutterkatzen reagieren erst nach Geruch der eigenen Jungtiere auf juvenile Attrappenlaute mit gerichtetem Suchverhalten (vergl.S.39 ). Ratten treten nach dem Werfen der Jungen verstärkt Jungtiere ins Nest ein, während sie vorher Futterkugeln beförderten (ROSENBLATT et al. 1970). Bei Fuchsfähen lösten juvenile Laute nur während der Laktationszeit Pflegeverhalten bzw.Zulaufen auf die Schallquelle aus, während Fuchsrüden jahreszeitlich unabhängig durch die gleichen Lautattrappen zum Futteraufnehmen und -eintragen angeregt werden konnten (TEMBROCK, pers. Mitteilung).
Viele nesthockende Säuger emittieren Laute mit distanzvermindernder affiner Wirkung zu einem Zeitpunkt, an dem ihre äußeren Gehörgänge nachweislich noch geschlossen sind (S. 43).

Durch welche Zustandsformen des Jungtieres wird nun die Lautgebung mit Pflegeverhalten auslösender Wirkung bedingt? Jungtierlaute sind primär physiologische Statusanzeiger.

1. Der Jungtier-Organismus ist zunächst nicht in der Lage, auf Eigenreize (Körperpflegebedarf, Miktion) adäquat zu reagieren. Der Vollzug der Pflegehandlungen wie Belecken, Fellreinigung, Aufnahme der Milchlösung erfordert die Anwesenheit der Mutter. Diese wird bei Abwesen-

heit akustisch alarmiert (Abb.53 a, S.125).

2. Der Jungtierorganismus stellt an seine physische Umwelt Anforderungen wie zum Beispiel die des Nahrungsbedarfes. Er befindet sich in einem Appetenzstatus. Das erforderliche Suchverhalten kann wegen des mangelnden motorischen Reifegrades nicht selbständig erfolgen. Die einsetzende Lautgebung wirkt stimulativ auf das Muttertier, sie sucht das Jungtier auf (Abb.53 b, S.125).

3. Aversive Reize aus der Umwelt fordern von dem Jungtier Optimierungsleistungen, denen der kindliche Organismus auf Grund seines physiologischen Reifegrades noch nicht gewachsen ist und die die Anwesenheit des Muttertieres erfordern (Reaktion auf Unterkühlung, Schmerz, Unbehagen S.29). Die durch den Aversionsstatus ausgelöste Vokalisation der Jungmäuse informiert [illegible] über den Pflegebedarf, (Abb.53c, S.125).

Eigene Untersuchungen zur [illegible] geben zu der Vermutung Anlaß, daß die Lautgebung der Jungtiere in der neonatalen Periode keine speziellen Informationen zu der Art des Pflegebedarfes enthalten. Die Lautgebung erfolgt solange bis die Störung durch entsprechende mütterliche Aktionen beseitigt worden ist. Die aktuellen Zustandsformen werden dabei nicht gesondert codiert. Bei der Hauskatze fanden sich keine Hinweise auf spezielle Lauttypen, die in der neonatalen Periode direkt an bestimmte Bedürfnisse, z.B. Nahrung, Wärmeschutz gekoppelt waren. Die analysierten Lauttypen scheinen in Bezug auf die spezielle Statusinformation äquivalent.
Die korrelative Abhängigkeit der physikalischen Parameter der Jungtierlaute (S.114, 1b) von der Länge eines Lautes läßt bei der Lautgebung auf die Beteiligung des emotionalen Systems schließen.

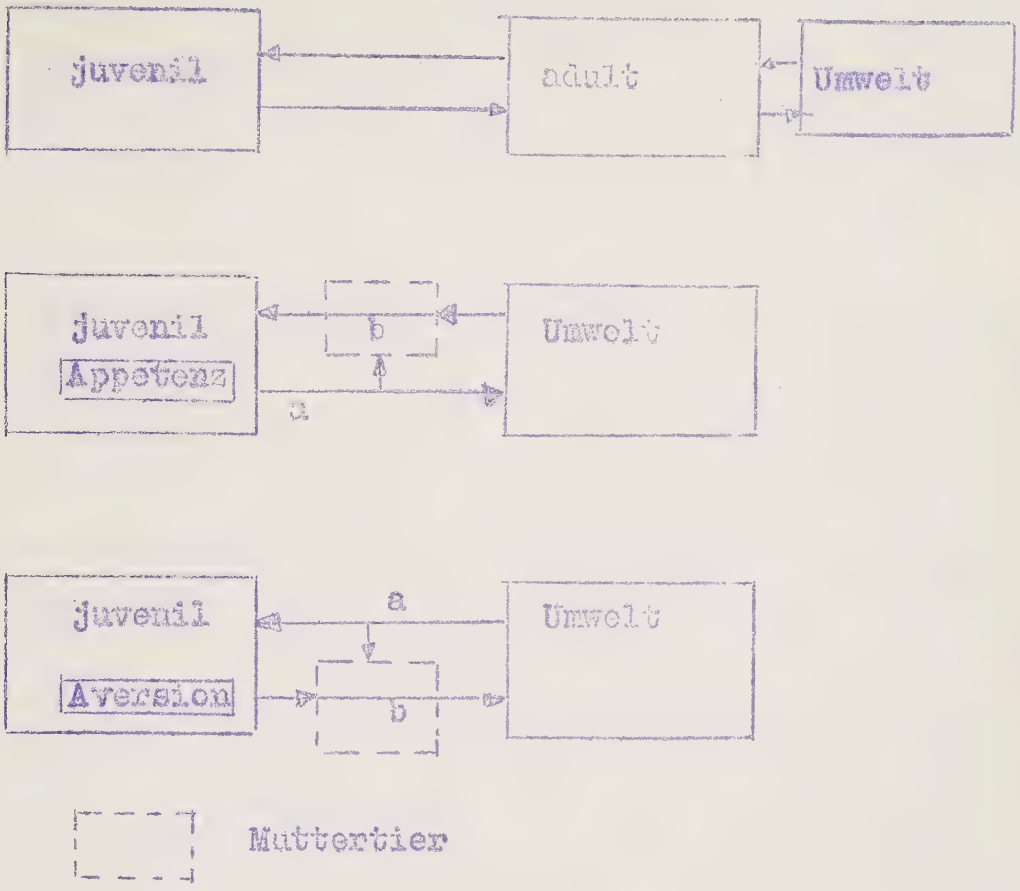



Abb.53 Relationen zwischen Mutter, Jungtier und Umwelt im Pflegesystem

Die beiden Statusformen der Appetenz und der Aversion sind der primäre Anlaß der Lautgebung einer Jungkatze. Erst mit der Reifung der Motorik ist eine Zuordnung des Verhaltens an bestimmte Dränge (Motivationen) möglich. Für die Lautfolgen neonater Katzen läßt sich ein quantitativer Zusammenhang zwischen der Anzahl der Laute und dem Pflegebedarf in der Art annehmen, daß eine erhöhte Lautgebung pro Zeiteinheit eine größere Erregung signalisiert und damit eine schnellere Reaktion des Muttertieres auslösen könnte (S.33 , LEHHAUSEN 1956 , ROSENBLATT et al. 1963). Eventuell wirken hier auch Intensitätsdetektoren wie sie SCHMIDT (1970) im Sozialverhalten der Weißpinseläffchen gefunden hat.

Sozialverhalten läßt sich aus dem Pflegeverhalten, dem Parentalismus, ableiten. Es ist nach dem Status organisiert, der durch die Kontakterfahrungen zwischen den Individuen bestimmt und daher ständig korrigiert wird (COUNT 1960).

Generalisiert besteht die Information neonataler Jungtierrufe nesthockender Säugerjunge in der Anzeige des Pflegebedarfs. Mit Vollzug bzw. bei Beginn der Pflegehandlungen durch das Muttertier wird die Schallemission abgebrochen.
Für das biologische System (Jungtier) sind die augenblicklichen Bedingungen für das erneute Erreichen eines latent-stabilen Zustandes gegeben.

Durch akustische Signale wird die Mutterkatze, die sich beispielsweise wegen Nahrungsbeschaffung zeitweilig von den Jungtieren entfernen muß, angelockt. Da diese Laute Alarmfunktion für das Muttertier haben, ergeben sich Fragen nach den grundsätzlichen Prinzipien der Phonation, die eine sichere Antwortreaktion des Adressaten unterstützen sollen.

1. Wie ist von Seiten der Mutter ein optimales Pflegeverhalten möglich, wenn den Jungtierlauten mit Wahrscheinlichkeit nur die allgemeine Anzeige eines Pflegebedarfs zugeordnet werden kann?

2. Wie wird innerhalb der Lautfolgen von Jungtieren der Adaptation an diese Laute beim Adressaten Mutterkatze entgegengewirkt?

3. Woran könnte die Mutterkatze die akustischen Signale als Jungkatzenlaute erkennen?

1: Kehrt die Mutterkatze zum Nest zurück, so nimmt sie sofort Kontakt zu ihren Nestlingen auf, auch wenn diese keine Laute äußern. Durch Belecken an Kopf- und Rückenfell wird die olfaktorische Identifikation der verfolgenen Jungtiere unterstützt. Das Verhalten der Jungtiere auf dieses Belecken präzisiert das weitere mütterliche Pflegeverhalten. Reagieren die Jungtiere mit Suchbewegungen im mütterlichen Fell, so nimmt die Mutterkatze die Säugeposition ein. Nehmen die Jungtiere die Halbseiten- oder Rückenlage ein, so wird die Mutter die Fellreinigung oder durch Belecken die Miktion der Jungtiere stimulieren. Das spezielle Verhaltensprogramm der Mutterkatze ist auf den Bedarf aller Jungtiere ausgerichtet. Es enthält alle für die Jungtiere notwendigen Funktionen des Pflegeverhaltens. Die Synchronisation des Verhaltens aller Jungtiere eines Wurfes stellt somit zugleich eine ökonomische Variante im Pflegeprogramm der Mutter dar.
Die akustisch indifferente Signalgebung der Jungkatzen in der neonatalen Periode wird durch bestimmte Verhaltensweisen der Jungtiere präzisiert.

Die geringe Spezifik von Jungtierlauten der ersten Lebenstage wird auch von anderen Säugerarten beschrieben. Frischgeborene Wiesel äußern ein wenig differenziertes piepsendes Pfeifen, das erst ab 7. Lebenstag Vorformen späterer adulter Lautformen erkennen läßt ([illegible] 1970). Diese Laute lassen sich als Ausdruck eines Erregungs- bzw. Appetenzzustandes werten.
Wüstenfüchse äußern ab 1. Lebenstag wimmernde Laute, die auch durch taktile Störreize ausgelöst werden können (KOENIG 1970). Wie bei der Hauskatze sind Stimmäußerungen von Wüstenfüchsen im Nest bei der Mutter selten. Piepende Laute der jungen Pardelroller (Nandinia binota) verlieren sich mit zunehmendem Alter der Tiere (DÜCKER 1970).

Junge Pinseläffchen weisen in der [illegible] der ersten Lebenswochen eine geringere [illegible] als ältere Jungtiere auf ([illegible], [illegible] [illegible]). Auch bei Totenkopfaffen entwickeln sich aus den [illegible] Lauttypen die späteren [illegible] ([illegible] 1969). Die schrillen neotunen Laute von Sciureus carolinensis weisen erst ab 32.Lebenstag eine beginnende Differenzierung auf (HORWICH 1972).

2: Untersuchungen zur relativen Intensität in offinen Lautfolgen einer Jungkatze [illegible] über Prinzipien zur Vermeidung von Adaptationsreaktionen [illegible] Auf jeden Fall soll eine optimale Kopplung zwischen zu pflegendem Jungtier und pflegender Mutter erreicht werden. Intensitäts - schwankungen von Laut zu Laut innerhalb der Lautfolgen der Jungtiere wirken einer Habituation (KNEUTGEN 1964) wie sie auf gleichförmige akustische Reize erfolgen würde, entgegen. Zusätzlich unterliegen die Pauseninterwalle in den heterotypen Lautfolgen einer stärkeren Streuung (S.42,Abb.13) als die Lautlängen. Die hohe Intensität in den [illegible] [illegible] ihre Wirkung in das Distanzfeld. Die Mutter soll möglichst erfolgreich, auch über größere Entfernungen, über den Ort des Senders informiert werden.

3: Die akustischen Signale der neonaten Katze haben Releaser- Wirkung auf die motivationelle Verankerung des mütterlichen Pflegeverhaltens [illegible] komplexe Verhaltensweisen aus.
Von dem [illegible], [illegible] [illegible] sind die Eingangsgrößen z.B. akustische Jungtiersignale und die Ausgangsgrößen wie das Pflegeverhalten durch [illegible]. Input- und Output-Relationen können [illegible] und ihr funktionaler Zusammenhang beschrieben werden (vgl.S. [illegible])
Auf Grund dieser Relationen ist es möglich, Hypothesen

über die innere Struktur der [illegible] zu formulieren (CRANE 1969). Im Falle des Pflegesystems geht es um den Aufbau eines anpassungsfähigen Verhaltens ([illegible] 197.) zwischen Jungtier und Mutter, das eine optimale Versorgung der Jungtiere gewährleisten soll.

Der von einer Katze perzipierte akustische Reiz des Jungtieres wird nur dann verstanden, d.h. mit Pflegeverhalten beantwortet, wenn in der zentralen Struktur des ZNS die Bedeutung des [illegible] [illegible] gespeichert [illegible] worden ist. Als möglicher Teil der zentralen Struktur kann ein Motivationsmodell angenommen werden, in dem vorgegeben wird, welche Eingangssignale [illegible]. Über die Kopplung von Vigilanz (Wachheitszustand) und emotionalem System werden Grundmotivationen angesprochen, die einerseits die Auswahl eines relevanten Inputs selektiv unterstützen und andererseits die Ausgabe eines adäquaten Outputs über das Effektorsystem [illegible]. Ist die Motivation des Jungtier-Pflegeverhaltens durch endokrine Faktoren aktualisiert, bekommen die Jungtierrufe Auslöser- und [illegible] für das Muttertier.

Die akustische Analyse von [illegible] zeigt auf physikalische Parameter hin, die die Information "Jungtier" codieren könnten (S. 112 ). Zusätzlich gibt es Anhaltspunkte für die akustische Erkennbarkeit eines bestimmten Individuums (S. 75 ). Diese [illegible] sich allerdings nur gering in der neonatalen Periode an, präzisiert sich aber im Verlaufe der Ontogenese, so daß es auch einem Beobachter möglich ist, die Tiere an ihrer Stimme zu unterscheiden.

Früher scheinen die wenig spezifischen akustischen Signale neonater Jungkatzen [illegible] Mutter anzulocken (S. 50 ). Jüngere Jungtiere sind in ihren Verhaltensweisen (einschließlich Lautgebung) weniger spezifisch als ältere ([illegible], FRIRCH 198[illegible]), auf die [illegible] Mutter [illegible]. Hier [illegible] sich im Verlaufe [illegible]

der Evolution ein biologisch sinnvoller Mechanismus herausgebildet, der die Arterhaltung wirksam unterstützen kann" (S. 50)

Auf Grund ihrer Untersuchungen [illegible] Katzen nehmen [illegible] - PEÓN et al. (1956) an, daß von der Formatio reticularis aus die Empfindlichkeitseinstellung der einzelnen Sinnesorgane erfolgt. Sie leiteten Potentiale vom Nucleus cochlearis freibeweglicher nicht narkotisierter Katzen ab. Die auf einen Click normalerweise folgende Potentialschwankung blieb aus, solange das Versuchstier durch Reize anderer Modalität beansprucht wurde, z.B. optisch (Maus) oder olfaktorisch (Fischgeruch). Die Katze hörte auf die augenblicklich bedeutungslosen Geräusche nicht mehr. Im Pflegesystem zeichnet eine erhöhte Antwortbereitschaft der Mutterkatze auf Jungtierlaute und Umweltreize, die eine potentielle Gefahr für die Nachkommen darstellen könnten (S. 86 ).
Hier liegt eine besondere Sensibilisierung bei der Mutterkatze vor, die die situationsrelevante Reaktion auf Eingangsreize aus der Umwelt verstärkt.
Dem akustischen System der Carnivoren kommt große Bedeutung zu, die einmal aus Verhaltensbeobachtungen ableitbar und zum anderen aus der histologischen Cortexdifferenzierung zu schließen ist (DIAMOND and HALL 1969). Bei den vorwiegend nacht- bzw. dämmerungsaktiven Raubtieren hat sich die Hörrinde des lateralen Teils des Neocortex in Anpassung an Biotop und Lebensweise verstärkt entwickelt. Bei Primaten, die arboreale oder semiarboreale Biotope bewohnen, ist der optische Kanal dominierend. Auch dafür gibt es in dem stark entwickelten optischen Zentrum ein neuronal-anatomisches Korrelat.
[illegible] (1964) [illegible] den Einfluß äußerer Faktoren auf [illegible]

ZNS als auch die Sinnesorgane von Veränderungen betroffen werden. Carnivoren-Vertreter wie Fuchs, Hund, Katze, die vorwiegend Kleinsäuger erbeuten, sind in ihren Hörleistungen im Bereich hoher Töne vergleichsweise empfindlicher als pflanzenfressende Säuger anderer Ordnungen. SCHLEIDT nahm deshalb an, daß der Hörbereich dieser Raubtiere an die arteigene Beute [illegible] angepaßt sei und daß in der [illegible] Kommunikation kleiner Tiere die [illegible] Tonhöhenbereiche höher als bei größeren Tieren liegen. Diese Überlegungen stimmen mit den Gedanken MAYRs (1959, 1977) überein, der die Unterschiede der [illegible] Organismen in den ökologischen Verhaltensweisen begründet sieht.

Die in der Literatur beschriebenen Leistungen des akustischen Systems von Katzen bei der Schallperzeption ([illegible] 1965, [illegible], [illegible] 1957, [illegible] et al. 1958) konnten durch eigene Befunde zu dem Frequenzumfang in der Schallemission durch das lautbildende System ergänzt werden. Will man die Beziehung von Lauten zum gesamten Funktionsgefüge der Organismen untersuchen, muß man sich mit den Leistungseigenschaften des akustischen Systems vertraut machen.
Bei Jungkatzen in der Nestphase und in der Übergangsperiode wurden Ultraschallanteile bis 100 kHz im Frequenzspektrum ermittelt (S. 47). Bei diesen hohen Frequenzwerten ist die Frage berechtigt, ob ihnen als mögliches Epiphänomen im Rahmen einer Informationsübertragung überhaupt noch Bedeutung beizumessen sei. Für den speziellen Fall der Hauskatze ist eine grundsätzliche funktionelle Bedeutung hoher Frequenzen anzunehmen, da für diese Art auch erstmalig Ultraschallaute, deren Komponenten ausschließlich oberhalb des menschlichen Hörbereiches lagen, nachgewiesen wurden (S. [illegible]).

Die Bedeutung der Säugerlaute liegt vorwiegend, ähnlich wie bei Vögeln, in dem Informationsaustausch zwischen Eltern und Jungen, in der Balz und in der [illegible].

Neben Fledermäusen und Walen, die die Fähigkeit der Echopeilung mittels Ultraschall besitzen, sind auch von Nagern und kleineren Affenarten Ultraschallaute, teils mit hörbaren, teils ohne hörbare Anteile bekannt (ANDERSON 1954). Igel hören Ultraschall, kurze Atemgeräusche könnten der Echoortung dienen ([illegible] 1969).
ZIPPELIUS und SCHLEIDT (1956) untersuchten die Funktion der Ultraschallsignale junger Hausmäuse. Bei Unterkühlung äußern die Tiere synchronisiert zur Expiration "Pfeif"-Laute, deren Frequenz zwischen 70 und 80 kHz liegt. Der Ton wird in Impulsen von 0,1 s Dauer etwa 5mal in der Sekunde emittiert. Auf diese Laute, die Verlassensein signalisieren, reagieren nicht die Wurfgeschwister, wohl aber die Mutter, die den verlorenen Nestling aufsucht und zurück ins Nest trägt (NOIROT 1964, ZIPPELIUS-SCHLEIDT 1956, [illegible] 1971). Zu ähnlichen Ergebnissen führten die Untersuchungen von HART und KING 1966 an Peromyscus-Arten. Unter akutem Kältestress äußerten diese Tiere Tonfolgen von 2-5 Lauten, die Ultraschallfrequenzen enthielten und hier gesichert mit der instabilen Thermoregulation nesthockender Säugerjunge auftraten. Mit dem Reifen der Fähigkeit zur Thermoregulation traten diese Laute mit Ultraschallanteilen auf Kältestress nicht mehr auf (OKON 1970).
Unterschiedliche Empfindlichkeitseinstellungen für Frequenzen im Ultraschallbereich stellte BROWN (1971) an verschiedenen Mäusearten fest (S. 60).
Neben einem Maximum im für den Menschen hörbaren Bereich existiert ein weiteres im Ultraschallbereich.
Da die Jungtierruflaute neonataler Katzen Ultraschallanteile haben und vom Muttertier verstanden werden (S. 31), ist ihre Bedeutung bei der Informationsübermittlung offensichtlich.
Für reine Ultraschallaute ohne hörbare Komponenten bei

Katzen, die unabhängig von dem Grad der Thermoregulation auftreten (auch bei adulten Tieren mit stabiler Thermoregulation), kann die Funktion der biogenen Ortung angenommen werden (S.59 ).

SCHWARTZKOPFF (1962, 1969) nimmt eine weitgehende Übereinstimmung von Leistungsfähigkeit des schallerzeugenden und schallperzipierenden Systems in Bezug auf den Frequenzbereich an. Eine Ausnahme für diese Hypothese stellen Nachtfalterarten dar, die normalerweise keine Laute erzeugen, aber deutliche Fluchtreaktionen wie Sichfallenlassen, Abwärtsfliegen, Kurvenfliegen auf die Echopeillaute von Fledermäusen zeigen (ROEDER, TREAT 1961). Durch die spezielle Anpassung ihres Gehörs gewinnen diese Tiere eine hohe Überlebenschance.

Innerhalb des Hörbereiches einer Art sind frequenzspezifische Schwerpunktbildungen anzunehmen. Der Bedeutung einzelner Frequenzen unter Bildung besonderer Empfindlichkeitsbereiche soll nachgegangen werden. Zur Frequenzunterscheidung und zum Hörbereich sind bei Vögeln und Säugern schon vergleichbare Daten auf dem Gebiet der Hörnerven und der Medulla oblongata gesammelt worden (SCHWARTZKOPFF 1959, 1962, 1969).

Bei Katzen wurde Übereinstimmung zwischen den neuronalen Repräsentanten in der Medulla oblongata und dem Hörbereich gefunden (SCHWARTZKOPFF 1962). Die entsprechenden Neuronen waren zwischen 200 Hz und 35 000 Hz auf jeweils ein bestimmtes Frequenzband abgestimmt. Repräsentanten tieferer Frequenzen sprechen auf einen breiten Frequenzbereich an und weisen reizsynchrone Entladungsraten auf. Die Entladungsweise zeigt dabei keine Beziehung zu der Phase der Tonschwingungen. Diesen Frequenzbereichen sind Neuronenelemente zugeordnet, die selektiv auf Töne in tiefen, mittleren und

höchsten Frequenzbereichen ansprechen. Für Katzen wurden Maxima für diese 3 Neuronenpopulationen im Frequenzbereichen bei 1 kHz, zwischen 2,5 und 10 kHz und bei 25-30 kHz ermittelt (SCHWARTZKOPFF 1959). Mit diesen Befunden lassen sich eigene Ergebnisse zur Verteilung von Frequenzen maximaler Intensität bei juvenilen und adulten Katzenlauten in Einklang bringen (S. 57). Während die neuronale Verarbeitung der Laute des adulten Tieres mit einem Intensitätsmaximum bei 0,8-1,5 kHz verstärkt Tieftonelemente anspricht, werden durch die juvenilen Laute Neuronen mittlerer und höchster Frequenzbereiche aktiviert.
Das Tonunterscheidungsvermögen der Neuronen ist nicht mit einer Selektivität gekoppelt. Es muß deshalb angenommen werden, daß die Tieftonelemente, die einen breiten Frequenzbereich aufweisen, ausführliche Informationen durch die zeitliche Ordnung ihrer Entladungen vermitteln, die im Rhythmus der Frequenz verlaufen (SCHWARTZKOPFF 1962, 1969, KEIDEL 1970).
Nervenelemente mit gleichen Frequenzbereich, aber unterschiedlicher Schwelle, treten mit steigender Intensität successiv in Aktion und gestatten so eine frequenzgekoppelte Intensitätsunterscheidung.

Bei Katzen wurden frequenzabhängige Empfindlichkeitsänderungen am "runden Fenster" gefunden. Eine hohe Empfindlichkeit liegt im Frequenzbereich bei 1000 Hz (DALLOS 1970). Für die Ausbildung bestimmter, besonders sensibilisierter Frequenzbereiche innerhalb des gesamten Hörbereiches sprechen auch die am äußeren Gehörorgan von Säugern ermittelten Befunde (NAUMOV, SIMKIN 1962, 1965). Bei Messung zum Verstärkungsbereich von Frequenzen am äußeren Gehörorgan der Katze ergaben sich Werte zwischen 3,8 kHz und 4,8 kHz. Der Höchstwert der Verstärkung beträgt bei der Katze das 9,7-fache des Schallreizes.

In Übereinstimmung mit [illegible] (1964), [illegible] & HALL (1969) messen die Autoren der Ökologie Einfluß auf die Ausbildung einer speziellen Leistungsfähigkeit der Rezeptorsysteme zu.

Der Lokalisation von Schallreizen dienen besondere Nervenelemente in der [illegible], die in ihrer Spezialisiertheit typisch für die Hörbahnneuronen aller höheren Wirbeltiere zu sein scheinen (GALAMBOS, SCHWARTZKOPFF 1959). Sie sprechen nur hochempfindlich auf Transitorien z.B. Clicks an, werden aber nicht durch Dauerreize erregt. Oberhalb der Schwelle hat die Intensität keinen wesentlichen Einfluß auf die Reizantwort. Nervenimpulse treten nur gleichzeitig zum Reizbeginn auf. Werden beide Ohren gleichzeitig gereizt, so ermöglicht die empfindliche binaurale Zeitdifferenz innerhalb dieser Neuronen von etwa 10[illegible] s trotzdem eine eindeutige Lokalisation des Schallreizes.

Ultraschallrufe, die in [illegible] der Hauskatze beobachtet wurden (S. 77), haben möglicherweise wie die Echoortungsrufe der Fledermäuse und Wale (GOULD 1970, 1971, [illegible] 1971) Clickcharakter und könnten dann in der dargelegten hörphysiologischen Weise zur Lokalisierung akustischer Reize beitragen und so eine bessere [illegible] zwischen Mutter und Jungtier [illegible].

Die vorgelegte Analyse zum Zeichenvorrat der Hauskatze weist die akustischen Signale als sehr komplex in Bezug auf Frequenz, Intensität und Signalverlauf aus. (Vergl. 5.5., 6.6) ). Im Verlauf der Ontogenese erfolgt eine zunehmende Differenzierung diskreter Lauttypen aus den wenig spezifischen neonatalen Katzenlauten. Diese Laute wurden ab 1. Lebenstag beobachtet. Es sind [illegible] Vorlaute von großer Intensität und [illegible] ( [illegible] ). Unterschiedliche Signalstrukturen lassen sich nach ihren physikalischen Parametern abgrenzen. [illegible] Lauttypen sind in den [illegible] (S. 111-113).

Die anfangs rein emotional bedingte Lokalisation ist mit zunehmender motorischer Reifung an bestimmte Drän-ge (Motivationen) gekoppelt. Unter Futtererwartung existieren bei Jungtieren ab 35.Tag Signalstrukturen, die sich von entsprechenden Laute adulter Tiere ledig-lich in ihrer Frequenz max.Intensität unterscheiden (S. 95). Die physikalischen Parameter, die bei neutralen Katzenlauten des 3.Lebensmonates wie also von der Laut-länge korrelativ beeinflußt werden, codieren vermutlich bei Jungtieren in der Periode der sozialen Anpassung etwa ab 30.Lebenstag spezifischen Informationen (S. 114). Ab 2.Lebenstag geben Frequenz-Intensitätsverteilungen innerhalb eines Lautes Anhaltspunkte für die Verschlüs-selung der Individualerkennung (S. 75). Vermutlich kann eine Mutterkatze ein bestimmtes Junktier akustisch er-kennen.

Aus der Literatur sind für Säuger und vor allem für Vögel Hinweise auf die individuelle spezifische Ausbil-dung akustischer Signale bekannt. THENIUS und BRUCE (1967) vermuten in den Heulstrophen adulter Wölfe In-formationen über die Artzugehörigkeit, die Anzeige des Individualstatus und die Ortung des Senders.
Bei Vögeln dürfte selbst bei geringen interindividuel-len Unterschieden ein persönliches Kennen möglich sein (THIELKE 1970). Typische Ausgestaltungen innerhalb des Krähens bei Haushähnchen werden mitunter das ganze Le-ben beibehalten (THORPE 1961). Bei verschiedenen Vogel-arten wird der artspezifische Gesang während einer sen-siblen Periode erlernt. Nach dem Ende dieser Periode kann das Repertoire des Vogels selbst bei Angebot wei-terer akustischer Stimuli nicht erweitert werden. (NOTTEBOHM 1971). Die Frage nach derartigen prägungs-ähnlichen Prozessen im akustischen Bereich muß bei Säu-gern offen bleiben.

Im [illegible] treten etwa ab 35.Lebenstag ähnliche Signalstrukturen in unterschiedlichen Situationen auf. [illegible] eine unterschiedliche funktionelle Bedeutung zukommen, da [illegible] diese Lauttypen in einigen [illegible] unterscheiden (S.109). Bei [illegible] der akustischen Kommunikation [illegible] Lauttypen. Diese Laute [illegible] in ihrer [illegible] Signalstruktur ähnlich in ihrer Funktion, [illegible].

Fauchen als typischer Defensivlaut tritt in der neonatalen Periode im Alter von 5 Tagen auf. Es ist als aperiodisches Signal geräuschhaft und weist keine Unterschiede in seinen Kennzeichen zwischen Lauten adulter und juveniler Tiere auf (S.89).
Schnurren wurde vereinzelt bis zum Zeitpunkt des Augenöffnens beobachtet, [illegible] ab [illegible] auf. Es ist Ausdruck einer sozial positiven Tendenz juveniler und adulter Tiere (S.45 ).

Kontaktlaute, die Gurrkomponenten enthalten, treten bei Jungtieren ab 25. - [illegible] auf. [illegible] "[illegible]" [illegible] Jungkatzen entsprechen, die MOELK (1944) phonetisch beschrieb.
Auf physische Belastung emittieren Jungkatzen ab 35.-[illegible] Lebenstag [illegible] zeitlicher Dehnung, [illegible] im zeitlichen [illegible] und mit Verlagerung der [illegible] maximaler Intensität in höhere Frequenzbereiche, [illegible] zeitliche Dehnung und die Verlagerung [illegible] kann als Ausdruck einer Beteiligung des emotionalen Systems bei [illegible] angesehen werden (S.[illegible]). [illegible] ließe sich eine soziale Funktion vermuten, die Schreie locken das pflegende [illegible] und [illegible] warnen gleichzeitig vor einer Gefahr. Ähnliche Funktionen lassen sich für den Angst- und Alarmschrei verschiedener Vogelarten annehmen. (THIELCKE 1970, 1971).

Ordnet man diesen komplizierten akustischen Signalen der Hauskatze eine Bedeutung im Rahmen der Informationsübertragung zu, müßten zentrale Mechanismen für die neuronale Verarbeitung dieser komplizierten Signale existieren.
Die Existenz solcher Mechanismen ergibt sich aus den Untersuchungen von EVANS (1971) zur Analyse einfacher und komplexer Tonreize. Die neuralen Mechanismen der höheren Abschnitte des akustischen Systems scheinen die Analyse komplexer Signale, wie sie in der intraspezifischen Kommunikation auftreten, zu begünstigen.

Innerhalb der akustischen aufsteigenden Bahn lassen sich vom Nucleus cochlearis ausgehend zwei mögliche Wege der Weiterleitung einer neuralen Information von der Cochlea annehmen. Einfach organisierte Informationen werden direkt über den ventralen Weg geleitet, dem sich die Funktion der Diskrimination und der Lokalisierung zuordnen läßt.
Komplexe Signale gelangen indirekt über den dorsalen Weg zum Colliculus inferior. Diesem Weg könnten Aufgaben der Mustererkennung zugesprochen werden.
Die Hörbahn läßt sich also in zwei anatomisch und funktionell unterschiedliche Teilabschnitte untergliedern, die der Gliederung des visuellen Systems in zwei distinkte Subsysteme entsprechen würde und die sich hinsichtlich der Informationsverarbeitung auf die Position eines Reizes bzw. seine Form beziehen. Der ventrale Weg verläuft, vom Nucleus cochlearis ausgehend, über den Trapezkörper zum ipsi- und contralateralen oberen Olivenkomplex und führt über laterale Teile des lateralen Lemniscus zum Colliculus inferior. Über den dorsalen Weg wird eine komplexe Information von den dorsalen Abschnitten des Nucleus cochlearis über das Striatum zum medialen Teil des lateralen Lemniscus geleitet und gelangt von dort zum Colliculus inferior (PAPEZ 1967 zit. nach EVANS 1971). Der dorsale

und der ventrale Weg treffen im lateralen Teil der Lemniscus zusammen und projizieren die höheren Ebenen des akustischen Systems (Nucleus geniculatum mediale, primärer Hörcortex). Darum ergibt sich eine große Variabilität der Reaktionen des Colliculus inferior, des Nucleus geniculatum medialis und des primären Hörcortex. Die Reaktionen sind labil und verändern leicht bei der wiederholten Reproduktion gleicher Tonreihe.

Dieser hörphysiologischen Eigenschaft scheint die Fähigkeit von Lautfolgen bei Jugendlichen entgegenzukommen. Es werden Lautstärke, Pausenintervalle und Lauttypen variiert, um Adaptation auf hörphysiologischer Ebene beim Perzipienten nach Möglichkeit zu verhindern.

EVANS (1974) fand variante Unterschiede in der Reaktion auf komplexe Reize zwischen den unteren und höheren Ebenen des akustischen Systems. Während alle Neuronen der niederen Ebene durch reine Töne gereizt werden konnten, reagierten nur etwa die Hälfte bis Dreiviertel der Neuronen des primären Hörcortex der wachen, nicht anaesthesierten Katze auf einfache Tonreize. Viele corticale Neuronen sprachen empfindlich auf komplexe Reize an. EVANS schloß auf Merkmalsdetektoren und fand spezifische Neuronen, die selektiv auf solche komplexe Reize antworten.
Etwa ein Fünftel der corticalen Neuronen spricht nur auf klickartige, geräuschhafte Signale an.

Reize mit multiplen Frequenzkomponenten, wie sie z.B. auch in den periodischen Lautzeichen vorliegen, werden bereits auf der Ebene des Nervus cochlearis spektral aufgelöst und durch das Nervensystem weitergeleitet.

Auf kontinuierliche reine Töne ist die Reaktion der corticalen Neuronen auffallend kurz und labil. Einige dieser Tonverfahren lassen sich durch bestimmte Zeitmuster im Stimulus aktivieren, inhibieren aber auch sehr schnell bei gleichbleibenden Tönen. Die Neurone des dorsalen Abschnittes des Nucleus cochlearis scheinen in ähnlichem Maß auf zeitliche Muster (Wiederholungsrate) empfindlich zu sein.

Die Mehrzahl der Neurone in den dorsalen und ventralen Abschnitten des Nucleus cochlearis reagieren auf amplitudenmodulierte Töne. Die Reaktion ist jedoch eine Funktion von Intensität und Zeit.

In Hörcentren existieren Neurone, die speziell auf frequenzmodulierte Tonreize, nicht aber auf Dauertöne reagieren. Neurone mit Reaktion auf frequenzmodulierte Tonreize wurden auch im Cochlearkern bzw. Colliculus inferior gefunden, dabei reagieren die Neurone selektiv entweder auf Frequenzanstieg oder Frequenzabfall. Die Ergebnisse von EVANS (1971) zu speziellen neuronalen Grundlagen der Verarbeitung komplexer akustischer Reize unterstützen die vermutete Funktion komplizierter akustischer Kommunikationssignale innerhalb der intraspezifischen Kommunikation (S. 63 ). Wie die in den Kernen leitenden gefundenen komplexen Neurone in bezug auf Signalverlauf, Frequenz und Intensität extrahieren im akustischen System Neurone, die als Detektoren auf die speziellen Muster ansprechen und damit die neuronale Verarbeitung ermöglichen.
Es scheint dabei denkbar, daß diese Neuronen als Merkmalsdetektoren wirken, die besonders auf die Komponenten der akustischen Komplexreize ansprechen, die für den Organismus von besonderer biologischer Relevanz sind wie z.B. die akustischen Signale im Pflegesystem.

## 5. Zusammenfassung

1. Prinzipien der akustischen Kommunikation im Pflegesystem der Säuger wurden am Beispiel der Hauskatze Felis catus L. untersucht. Bei Vertretern der Feliden ist die akustische Kommunikation gerade während der Jugendaufzucht von wesentlicher Bedeutung. Die Lautontogenese wurde berücksichtigt.

2. Für die Analyse des Zeichenvorrates juveniler und adulter Tiere wurde die frequenzzeitliche Spektralanalyse unter Verwendung von Sonagraphen eingesetzt. Diese Methode hat sich für die Analyse akustischer Signale als geeignet erwiesen.

3. Zur objektiven Beschreibung von Signalen im Dienste der akustischen Kommunikation wurden 6 physikalische Parameter definiert, die für die Analyse von Säugerlauten von allgemeiner Bedeutung sein dürften und die objektive Klassifizierung von Lauttypen unterstützen.

4. Unter Anwendung von Methoden der Analysis werden Ergebnisse zur strukturellen Analyse von Katzenlauten aus dem Pflegesystem vorgelegt. Diese Daten sind mit Hilfe der EDV statistisch bearbeitet worden und gestatten gesicherte Aussagen zur Laut-klassenbildung bei juvenilen und adulten Tieren.

5. Ausgehend vom pragmatischen Ansatz der Analyse des Zeichenvorrates wird eine funktionelle Zuordnung von Lauttypen an spezifisch definierte Situationen versucht. Die Ergebnisse der Kopplung von strukturell-mathematischen und pragmatisch-ethologischen Untersuchungsmethoden rechtfertigen diesen Ansatz.

6. Mit Messungen zur oberen Frequenzgrenze in der Lautgebung juveniler und adulter Tiere konnte die Arbeitshypothese von SCHWARTZKOPFF über die weitgehende Übereinstimmung der Leistungen des akustischen Rezeptors mit den Leistungen des lauterzeugenden Systems für die Hauskatze bestätigt werden:
   a) Juvenile Katzen bilden in der neonatalen Übergangsperiode Laute, die Obertonfrequenzen bis zu 100 kHz aufzeigen.
   b) In Lauten des adulten Tieres wurde die obere Frequenzgrenze bei [illegible] kHz bestimmt.

7. Für die Hauskatze wurden erstmalig Ultraschalllaute (ohne Frequenzanteile im Hörbereich des Menschen) juveniler und adulter Tiere im Pflegesystem beschrieben und ihre mögliche Bedeutung für eine biogene Ortung betrachtet.

8. Für affine Jungtierlaute und Dominanzlaute des Muttertieres im Kontext der Jungenverteidigung gegenüber eindringenden Artgenossen werden akustische Codierungsprinzipien diskutiert.

9. Jungtierlaute der neonatalen Periode, die in engem Zusammenhang mit der noch instabilen Thermoregulation auftreten, haben Alarmfunktion. Das Muttertier nähert sich dem rufenden Jungtier und trägt es nach positiv verlaufener olfaktorischer Kontrolle ins Nest zurück.

10. Die alarmierende Wirkung der Jungtierlaute wird durch adaptationsvermeidende Mechanismen unterstützt:
    a) Arhythmische Lautstrophen bestehen aus unterschiedlichen Lauttypen, deren Pausenintervalle stärker als die Lautlängen streuen.

b) Eine geringe Übertragungsdämpfung (hohe Intensität) ermöglicht die Wirkung der auffälligen Laute [illegible]

c) Die auffälligen Jungtierlaute sind in der Regel [illegible]

11. Im Pflegesystem geäußerte Laute der Jungtiere weisen in ihren physikalischen Parametern markante Unterschiede zu vergleichbaren Erwachsenenlauten auf:

a) Die Periodizitätsfrequenz $f_0$ in juvenilen Lauten ist immer größer als in Lauten adulter Tiere.

b) Die Grundfrequenz (Grundschwingung) liegt in Jungtierlauten immer höher als in vergleichbaren Lauten adulter Tiere.

c) Die Frequenz maximaler Intensität liegt bei Jungtieren bevorzugt im höheren Frequenzbereich.

12. In den akustischen Signalen des Wurf- und Territoriums verteidigenden Muttertieres überwiegen tiefe Frequenzen (maximal bis 3 kHz). Die Langlaute sind signifikant länger als die des [illegible]nannten Tieres, in dessen Lauten die Grundfrequenz höher einsetzt und Frequenzen über 3 kHz mit großer Intensität auftreten.

## [illegible] Literaturverzeichnis


ABEL, A.: Untersuchungen an Fettschwanzschafen bei [illegible] in Südwestafrika. Ein Beitrag zur [illegible] der Gattung Ovis Diss. Gießen 1966

ANDERSON, J.W.: [illegible] of [illegible] sounds by laboratory rats and other mammals. Science 119 (1954), 808–809

ASCHOFF, J.: Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturwiss. 41 (1954), 49–56

ASCHOFF, J.: Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. [illegible] (1958), [illegible]

AUTRUM, H.: Tier und Mensch in der Masse. München: Verlag der Bayrischen Akademie 1966

BALDWIN, J.D.: The ontogeny of social behaviour of squirrel monkeys (Saimiri sciureus) in semi-natural environment. Folia primat. 11 (1969), 35–79

BENDAT, J.S.; PIERSOL, A.G.: Measurement and analysis of random data. New York: John Wiley 1966

BERNSTEIN, S.; MASON, W.A.: Effects of age and stimulus conditions on the emotional responses of rhesus monkeys: Differential responses to frustration and to fear stimuli. Develop. Psychobiol. 3 (1970), 5–12

[illegible], I.: [illegible]
zur Wirkung neotamer Säugerlaute auf den Menschen. Staatsexamensarbeit, Berlin 1968

[illegible], A.M.: High frequency responsiveness in rodents at the level of the inferior colliculus. Nature New Biology 121 (1971), 223-224

[illegible], [illegible]: [illegible]
(Ple, insbesondere zur Aufklärung der Familie. Z.Psychol.128 (1933), 1-[illegible]

[illegible], F.: Anwendung von Ergebnissen der [illegible]
gleichenden Verhaltensforschung (Verhaltenspathologie des Hundes und der Katze)
[illegible] (19[illegible], [illegible]-115

[illegible], A.E.: [illegible]
den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh- und Rotwildes.
Z.Säugetierkunde 30 (1965), 65-126

CAVALLI-SFORZA, L.: Grundbegriffe der Biometrie. Jena: Gustav Fischer 1965

CLAUS, G.: Wörterbuch der Kybernetik. Berlin: Dietz 1969

CLAUS, G. und [illegible], H.: Grundlagen der Statistik. Berlin: Volk und Wissen 1970

COLLIAS, N.E.: The [illegible] of socialization in sheep and goats. Ecology 37 (1956), 228-239

COOPER-GAY, M.: Umgang mit [illegible]. München: Wilhelm Heyne 1966

COUNT, E.W.: Eine biologische Entwicklungsgeschichte der menschlichen Sozialität. Versuch einer vergleichenden Wirbeltiersoziologie mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Sonderdruck aus: Homo [illegible] Heft 3, 4
Homo 16 (1965) Heft 1,2

CRAIG, W.: Appetites and aversions as constituents of instinct. Biol.Bull. Woods Hole 34 (1918), 91-107

DALLOS, P.: Low-frequency auditory characteristics: [illegible] (1970), 489-499

DARLINGTON, C.D.: Axioms and process in genetics Nature 234 (1971), 521-525

DARWIN, Ch.: Ausdruck der Gemütsbewegungen bei dem Menschen und den Tieren, 5.Aufl.Stuttgart 1877

DAHMS, H.: Zum Mutter-Kind-Verhältnis bei Cerviden, Beitr.zur Jagd- und Wildforschung 5, (1966), 83-88

DDR-Standard, Steuerungs- und Regelungstechnik TGL 14591. Leipzig: Fachbuch 1965

[illegible], I.; HALL, [illegible] rex. Science 164 (1969), 451-452

DOEBELIN, E.O.: Measurement, systems application and design. New York 1966

DÜCKER, G.: Gefangenschaftsbeobachtungen am Par- [illegible] (1971)
Z. Tierpsychol. 28 (1971) [illegible]

[illegible] des Verhaltens eines männlichen Dachses (Meles meles L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles. Z. Tierpsychol. [illegible]

EIBL-EIBESFELDT, I.: Das Verhalten der Nagetiere. Kükenthal: Handb. Zool. 8 (10), 88 S. Berlin: de Gruyter 19[illegible]

EIBL-EIBESFELDT, I.: [illegible] Verhaltensforschung. 2.Aufl. München, Piper 1969

ESPMARK, Y.: Mother-young relationship and onto- [illegible]
Z. Tierpsychol. 29 (1971), 42-81

EVANS, E.F.: Central [illegible] relevant to the neural analysis of simple and complex sounds. in GRÜSSER, O.-J.; KLINKE, R. (eds): Zeichenerken- [illegible]
Berlin: Springer 1971

EVANS, W.F.: Communication in the animal world. New York: Crowell Company 1968

[illegible] Observations on [illegible] of twin lambs. Anim. Behav. 12 (1964), 34-37

[illegible] and [illegible] behavior [illegible] and [illegible] Behav. [illegible] 251-258

EWER, R.F.: Suckling behaviour in kittens.
Behav. 15 (1960), 146-162

FARBENLEHRE TEIL 21196 der VIII Hefte und Farben

[illegible]
cats. In GLASS, D.C. (ed.) Neurophysiology and
emotion. New York 1967

[illegible]
J.comp. Physiol. 49 (1956), 278-280

[illegible]

GALAMBOS, R.: RUPERT, A [illegible] Action of the middle
ear muscles in the normal cat
J.acou t. Soc.Amer. 31 (1959), 349-355

GLEASON, K.K. und REYNIERSE, J.H.: The behavioral
significance of pheromones in vertebrates
Psychol. Bull.71 (1969), 58-73

GOSSOW, H.: Vergleichende Verhaltensstudien an
Mäuseartigen I. Über Lautäußerungen und Beute-
verhalten. Z. Tierpsychol. [illegible]

GOULD, E.: Communication in three genera of shrews
(Soricidae): Suncus, Blarina and Cryptotis.
Communication in Behav. Biol. Part A, 3 (1969)
[illegible]

GOULD, E.: Echolocation and communication in bats.
In SLAUGHTER and WALTON (eds.): About bats.
Dallas: University Press 1970

GOULD, E.: Studies of maternal-infant communication and development [illegible] vocalization in bats Myotis and Eptesic[illegible] [illegible]ications in Behav. Biol. Part A, 5 (1971), 263-313

GRIFFIN, D.R.: Audible and ultrasonic sounds of bats. Experientia 7 (1951), 448-453

[illegible], [illegible]: [illegible] und Umgebungstemperatur bei der Hauskatze (Felis catus L.) Zool. Garten (N.F.) 22 (1956), 171-178

HAFEZ, E.S.E.: SUMPTION, L.J. (eds.): The behaviour of domestic animals. London: Baillière, Tindall & Cox 1962

HALTENORTH, T.: Die Wildkatze. Wittenberg: Ziemsen 1957

HÄRTEL, R.: Frequenzspektrum und akustische Kommunikation der [illegible] Berlin, Math.-Nat. R.21 (1972), 371-37[illegible]

HART, M.: KING, J.A.: Distress vocalization of young in two subspecies of Peromyscus maniculatus. J. Mammalogy 47 (1966), 287-293

[illegible], L.: [illegible] bei Säugetieren. Wittenberg: Ziemsen 1965

[illegible], [illegible]: [illegible] und Menschenkind im Blick der vergleichenden [illegible]forschung. Ber. Nat.-Med.Ver. Innsbr[illegible] 58 (1970), 35-5[illegible]

[illegible], [illegible]: [illegible] Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Stuttgart: Europa Verlag 195[illegible]

HEDIGER, H.: Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Basel: Friedrich Reinhardt AG 1961

HERNANDEZ-PEON, R. and SCHERRER, H.: "Habituation" to acoustic stimuli in collicular nucleus Fed. Proc. 14 (1955), 71

HERTER, K.: Über das Verhalten von Iltissen. Z. Tierpsychol. 1o (1953), 56-71

HESS, W.R.: Das Zwischenhirn. 2.Aufl. Basel 1954

HIND, J.E.: NEFF, W.D.: Auditory threshold of the cat. J.Acoust. Soc. Amer., 27 (1955), 48o

HINDE, R.A.: The establishment of the parent offspring relation in birds, with some mammalian analogies. in THORPE, W.H.: ZANGWILL, O.L. (eds).: Cambridge: University Press 1961

HINDE, R.A.: Animal behavior. New York: Mc Graw Hill 1966

HORWICH, R.H.: The ontogeny in the gray_squirrel (Sciurus carolinensis). Z.Tierpsychol. 8.Beiheft Berlin: Paul Parey 1972

HUSSEL, L.: Beitrag zur Physiologie des Schnurrens der Hauskatze. Vet. Diss. Leipzig 1949

HUSSEL, L.: Schnurren der Hauskatze. Urania 19 (1956), 56-59

HUXLEY, J.S.: Courtship activities in the redthroated diver (Colymbus stellatus PONTOPP): together with a discussion of evolution of courtship in birds. J.Linn. Soc. London Zool., 53 (1923), 253-292

JÜRGENS, U.: Soziales Verhalten, Kommunikation und Hirnmechanismen. [illegible] (1971) [illegible]

KAHMANN, H.; FRISCH, O.v.: Über die Beziehung von Muttertier und Nestling bei kleinen Säugern. Experientia 8 (19[illegible]), [illegible]

KEIDEL, W.D.: Informationsphysiologische Aspekte des Hörens. Stud. Gen. (1969), 49-62

[illegible], A.; [illegible]: The behaviour of cats. In HAFEZ, E.S.E. (ed.): The behaviour of domestic animals. London 1969

KLIX, F.: Information und Verhalten
Berlin 1971

KLOPFER, P.H.; GAMBLE, J.: Maternal "imprinting" in goats; the role of chemical senses. Z. Tierpsychol. 23 (1966), 588-592

KLOPFER, P.H.; KLOPFER, M.S.: Maternal "imprinting" in goats; fostering of alien young. Z. Tierpsychol. 25 (1968), 862-866

KNAPPE, H.: Beobachtungen über die Aktivität bei Hauskatzen. Wiss. Z. Humb.-Univ. Berlin, Math.-Nat. R.9 (1959/60), 461-478

[illegible], H.: Über den Einfluss von Schallreizen auf den Organismus. Z. vergl. Physiol. 40 (1958) [illegible]

[illegible], H.: Ist der [illegible] Ohrmuschelreflex als Hörtest verwendbar? Z. vergl. Physiol. 41 (1958), 331-344

KNEUTGEN, J.: Beobachtungen über die Anpassung von Verhaltensweisen an gleichförmige akustische Reize. Z. Tierpsychol. 21 (1964), 763-779

KOENIG, L.: Zur Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Wüstenfuchses (Fennecus zerda Zimm. 178o) Z. Tierpsychol. 27 (197o), 2o5-246

KRAAK, [illegible]; [illegible], [illegible]: [illegible] Berlin 197o

KULZER, E.: Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldoggfledermaus Tadarida (Mops) condylura (A. SMITH 1833) [illegible] (1962) [illegible]

LANGE, F.H.: Signale und Systeme Bd 1, Berlin [illegible]

LANYON, W.E.; TAVOLGA, W.N. (eds.): Animal sounds and communication. Washington 196o

LESCHKE, M.: Die Lautentwicklung bei Schäferhund-Welpen. Diss. Berlin 1968

LEVINE, S.: Stress and behavior. Scientific American 224 (1971), [illegible]

LEYHAUSEN, P.: Beobachtungen an einer brasilianischen Tigerkatze. Z. Tierpsychol. 1o (1953), 77-91

LEYHAUSEN, P.: Verhaltensstudien an Katzen. Z. Tierpsychol. 2.Beiheft (1956 a)

LEYHAUSEN, P.: Das Verhalten der Katzen (Felidae). Kükenthal: Handb. Zool. 8, 10 (21), 1-34, Berlin 1956

LEYHAUSEN, P.: Über die unterschiedliche Entwicklung einiger Verhaltensweisen bei den Feliden. Säugetierkdl. Mitt. 4 (1956), 123-125

LEYHAUSEN, P.: Das Beutespiel der Katzen. Umschau 57 (1957), 223-228

LEYHAUSEN, P; WOLFF, R.: Das Revier der Hauskatze. Z. Tierpsychol. 16 (1959), 802-870

LEYHAUSEN, P.: Domestikationsbedingte Verhaltenseigentümlichkeiten der Hauskatze. Z.Tierpflege und Züchtungsbiologie 7? (1952), 191-197

LINDEMANN, W.; RINCK, W.: Beobachtungen bei der Aufzucht von Wildkatzen. Z. Tierpsychol.10 (1953), 92-119

LINDEMANN, W.: Über die Jugendentwicklung beim Luchs (Lynx l. lynx KERR) und bei der Wildkatze (Felis s. silvestris SCHREB). Behav. 8 (1955), 1-45

LORENZ, K.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Der Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltensweisen. J.Ornith. 83 (1935), 137-413

LORENZ, K.: So kam der Mensch auf den Hund. 4.Aufl. München 1967

LOUIS-SYLVESTRE, J.: Emission vocale provoquée chez le chat par stimulation de la formation réticulée mésencéphalique. Comptes rendus des séances de la Société de Biologie 162 (1968), 2092

MARLER, P.: Über einige [illegible] Rufe. J.Ornith. 97 (1956), 220-227

MAYR, E.: Grundgedanken der Evolutionsbiologie. Naturw. 56 (1969), 392-397

MAYR, E.: Evolution und Verhalten. Umschau 71 (1971), 731-737

MEITZE, H.: Die Lautgebung der Hauskatze Dipl.Arbeit, Berlin 1958

MEYER-EPPLER, W.: Grundlagen und Anwendungen der Informationstheorie. 2.Aufl. Berlin 1969

MEYER-HOLZAPFEL, M.: Das Spiel bei Säugetieren. Kükenthal: Handb. Zool. 8 (10), [illegible], Berlin 1956

MEYER-HOLZAPFEL, M.: Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. Z. Tierpsychol. 13 (1956), 442-462

MOELK, M.: Vocalizing in the house-cat; a phonetic and functional study. Amer.J.Psychol. 57 (1944), 184-205

MORRISON, P.R.; RYSER, F.A.; STRECKER, R.L.: Growth and the development of temperature regulation in the tundra redback vole. J. Mammal. 35 (1954), 376-386

MOSER, B.: [illegible] im Tierreich Diss. Heidelberg 1971

[illegible], [illegible]: Die akustische Bedeutung des äußeren Gehörorgans bei Säugetieren. Naturwiss. 52 (1965), 144

[illegible], V.P.; [illegible], [illegible]; [illegible], V.D.; [illegible]W, B.D.: O nekotorych problemach akustit-schesko[illegible] orientazii [illegible]. Zool. Zh. 42 (1963)

NAUMOW, N.P.; ILLITSCHEW, V.D.: Akustitscheskie repellenty i ich primenie. Isd-vo LGU (1965)

NOIROT, E.: Changes in responsiveness to young in the adult mouse. II: The effect of external stimuli. [illegible] 57 (1964) 97-99

NOTTEBOHM, F.: Ontogeny of bird song. Science 167 (1970), 950-956

OKON, E.E.: The effekts of environmental temperature on the production of ultrasounds by isolated-non-handled albino mouse pups. [illegible]

PETZSCH, H.: Die Katzen. Berlin 1968

PODUSCHKA, W.: Über die Wahrnehmung von Ultraschall beim Igel (Erinaceus europaeus roumanicus). Z. vergl. Physiol. 61 (1968), 420-426

PORTMANN, A.: Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen. Basel 1944

POTTER, R.K.; KOPP, G.A.; GREEN, H.C.: Visible Speech. New York: Van Nostrand 1947

[illegible]; [illegible]: [illegible] steuernde Mechanismen des Saugaktes. Z. vergl. Physiol. 32 (1950), 257-262

[illegible], E.F.R.: [illegible]
junger Katzen. Experientia 8 (1952), 220

[illegible], W.: Grundlagen der Elektroakustik
Leipzig 1954

[illegible], B.: Untersuchungen zur Lautgebung
der Feliden. Dipl. Arbeit Berlin 1956

[illegible], P.: Vergleichende Untersuchungen an
Lautfolgen der Panthe inen. Wiss. Z. K.-M.-
Univ. Leipzig, Math.-Nat. H 15 (1966), [illegible]

NEWINGOLD, H.(ed.): Maternal behaviour in
mammals.New York: Wiley 1963

NÖHRS, M.: Vergleichende Untersuchungen an
Wild- und Hauskatzen. Zool.Anz. Leipzig. 155
(1955), 63-69

ROSENBLATT, J.S.; TURKEWITZ, G.; SCHNEIRLA,T.C.:
Early socialisation in the domestic cat as based
on feeding and other relationships between fe-
male and young. In FOSS, B. (ed.): Determinants
of infant behaviour. London 1961

ROSENBLATT, J.S. et al.: The behaviour of cats.
In: HAFEZ, E.S.E. (ed.): The behaviour of domestic
animals. London 1962

ROSENBLATT, J.S. et al.: Development of home
range orientation in newly born kittens. Trans-
actions of the New York Academy of Sciences,
Series II 31 ( 1969), 251-259

ROSENBLATT, J.S. [illegible]: [illegible] and evolution of behaviour. Essays in memory of T.C. SCHNEIRLA San Francisco 1970.

RUDGE, M.R.: Mother and kid behaviour in feral goats (Capra hircus L.). Z. Tierpsychol. 27 (1970), [illegible]

[illegible], D.H.: [illegible]

SCHLEIDT, W.: Wirkungen [illegible] Faktoren auf das Verhalten. Fortschr. Zool. 16 (1964), 469

SCHNEIDER, H.: Physiologie des akustischen Organs. [illegible] 1967

SCHWARTZKOPFF, J.: Akustische Lokalisation bei Tieren. Ergebnisse der Biologie. 25 (1962), 136-176

SCHWARTZKOPFF, J.: Die Verarbeitung von akustischen Nachrichten im Gehirn von Tieren verschiedener Organisationshöhen. Arbeitsgemeinschaft für Forschung des [illegible]. Berichte 196 (1969), 1-40

SCOTT, J.P.; [illegible]: [illegible] affecting the development of normal and adjustive social behaviour of puppies. J. genet. Psychol. 77 (1950), 25-60

SEBEOK, T.A.: Animal communication Science 148 (1965), 1006-1014

[illegible], T.A.: Tierkommunikation
[illegible] und Informationsverarbeitung 10
(1967), 7-26

[illegible], A.: Untersuchungen über angeborene
Verhaltensweisen bei Cenidae. Z. Tierpsychol. 7
(1950), 11-46

[illegible], D.C.: [illegible]
analysis of the call of the male killer whale.
I.E.E.E. Transactions on Audio and Electroacoustics
Vol. AU-15 (1967), 104-113

SMITH, W.J.: Messages of vertebrate communi-
[illegible]
Science 165 (1969), 145-150

STANLEY, M.: An ethogram of the hopping mouse,
[illegible]
Z. Tierpsychol. 29 (1971), 223-258

SUOMI, S.S. et al.: Effect of repetitive infant-
infant separation in young monkeys.
J. abnorm. Psychology 76 (1970), 161-172

TEMBROCK, G.: Spielverhalten und vergleichende
[illegible]. Z. [illegible] (1961), [illegible]

TEMBROCK, G.: Rassenlaute beim Rotfuchs.
Z. Tierpsychol. 20 (1963), 513-523

TEMBROCK, G.: Untersuchungen zur intraspezifi-
schen Variabilität von Lautäußerungen bei Säuge-
tieren. Z. Säugetierkunde 30 (1965), 257-275

TEMBROCK, G.: Probleme der Gestaltung von Laut-
folgen bei Säugetieren in stammesgeschichtlicher

TEMBROCK, G.: Probleme der Lautgestaltung bei höheren Wirbeltieren. Milu 2 (1966a) 133-149

TEMBROCK, G.: Tierstimmen. Eine Einführung in die Bioakustik. Wittenberg: Ziemsen 1959

TEMBROCK, G.: Zur Entwicklung rhythmischer Lautformen bei Vulpes. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Frankfurt a. Main 1958, 194 - 202

TEMBROCK, G.: Defensivlaute bei Säugetieren. Wiss. Z. Univ. Leipzig 15 (1966b), 491-497

TEMBROCK, G.: Ritualisierung und Information. Z. Psychol. 173(1967a), 90-101

TEMBROCK, G.: Probleme der Phylogenie der Lautgebung der Säugetiere. Zool. Beitr. N.F. 13 (1967b), 409-439

TEMBROCK, G.: Probleme der Syntax kommunikativen Verhaltens bei Tieren. Z. Psychol. 177 (1970), 112-128

TEMBROCK, G.: Grundriß der Tierpsychologie. 3. Aufl. Berlin 1971

TEMBROCK, G.: Biokommunikation Teil I,II Berlin 1971

THEBERGE, J.B.; FALLS, J.F.: Howling as a means of communication in timber wolves. Am. Zoologist 7 (1967), 331-338

THIELCKE, G.: Die sozialen Funktionen der Vogelstimmen. Die Vogelwarte 25 (1970), 204-229

TEMBROCK, G.: Versuche zur Kommunikation und Ethologie der Augen-, [illegible] und [illegible] des [illegible] ([illegible]).
[illegible]

THORPE, W.H.: Bird - song. [illegible] biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge: Univ. Press 1961

TINBERGEN, N.: Instinktlehre Berlin 1952

TSCHANZ, B.: Beobachtungen und Experimente [illegible]
zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen. Verhandlungen der Schweizerischen Naturforsch. Gesellschaft Zürich (1964), 211-216

TEPROVSKI, V.: Studies on intelligence of the cat. Publication de la Faculté des Sciences de l'Université Masaryk, 1924

WALTHER, F.: Verhaltensstudien an der Gattung Tragelaphus (De BLAINVILLE, 1816) in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. Z. Tierpsychol. 21 (1964), 393-467

WARING, G.H.: Sound communications of black-
[illegible]
dogs. The American Midland Naturalist 83 (1970), 167-185

WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik Jena 1961

WEISS, G.: Beobachtungen an zwei isoliert aufgezogenen Hauskatzen. Z. Tierpsychol. 9 (1952), 451-462

WEVER, E.G. et al: Cochlear potentials in the cat in response to high frequency sounds. Proc. Nat. Acad. Washington 44 (1958), 1087

WICKLER, W.: Soziales Verhalten als ökologische Anpassung. Verh. Dtsch. Zool. Gesell. [illegible]

WINTER, P.: Dialects in squirrel monkeys: vocalization of the roman arch type. Folia primat. 10 (1969), 216-229

WOLBURG, I.: Über die Entwicklung der Ther- [illegible] (1957), [illegible]

WOLBURG, I.: Körpertemperatur und Wärmeregulation bei Tier- und Menschenkindern. Umschau 57 (1957), 717-719

WOLFF, R.: Katzen. Verhalten, Pflege, Rassen [illegible]

[illegible] bei jungen [illegible] 43 [illegible]

YOUNG, K.: Handbook of social psychology London 1946

Literatur-Nachtrag:


[illegible], M.: [illegible] der Be-
[illegible] [illegible] Alkaloid-
[illegible] [illegible] (Alkal)
Berlin Dipl.Arbeit [illegible]

## 7. Anhang

Statistische Angaben zu den physikalischen Parametern der unter 2.5. (S. 63 – S. 11[illegible]) beschriebenen Lauttypen. Die berechne[illegible] sei[illegible] der Auswertung von 470 Sonagrammen.

Zeichenerklärung:

| | |
|---|---|
| $\bar{x}$ | Mittelwert |
| s | Standardabweichung |
| $\leq \mu \leq$ | Vertrauensintervall |
| V | Variationskoeffizient in % |
| t | Lautdauer |
| $e_s$ | Frequenzänderung der Einschwingphase |
| $f_o$ | Periodizitätsfrequenz |
| $f_{1min}$ | Untere Frequenzgrenze der Grundfrequenz |
| $f_{1max}$ | Obere Frequenzgrenze der Grundfrequenz |
| $f_{imax}$ | Frequenz maximaler Intensität |
| n | Stichprobenumfang |
| Lauttypindex 1 | juvenile Tiere |
| Lauttypindex 2 | adulte Tiere |

Lauttyp $7a_2$
n = 11

| | t | $f_o$ | $e_s$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | $f_{imax}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.672 | 0.174 | – | 0.204 | 0.509 | 1.090 |
| s | 0.138 | 0.043 | – | 0.015 | 0.300 | 0.301 |
| $\leq \mu$ | 0.579 | 0.145 | – | 0.194 | 0.488 | 0.888 |
| $\mu \leq$ | 0.765 | 0.204 | – | 0.214 | 0.529 | 1.293 |
| V | 20.587 | 25.153 | – | 7.372 | 5.922 | 27.638 |

Lauttyp $7b_2$
n = 6

| | t | $f_o$ | $e_s$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | $f_{imax}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.525 | 0.241 | 0.035 | 0.300 | 0.650 | 1.657 |
| s | 0.140 | 0.020 | 0.094 | 0.138 | 0.256 | 0.319 |
| $\leq \mu$ | 0.377 | 0.220 | 0.051 | 0.171 | 0.412 | 1.361 |
| $\mu \leq$ | 0.772 | 0.263 | 0.123 | 0.428 | .887 | 1.952 |
| V | 26.[illegible] | 8.445 | 264.575 | 41.148 | 39.[illegible] | 19.275 |

Lauttyp 1a,
n = 47

| | t | $f_o$ | $s_o$ | [illegible] | $f_{1max}$ | $f_{2max}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.286 | 1.36o | 1.143 | o.729 | 1.912 | 1.967 |
| s | o.051 | o.558 | o.37o | o.331 | o.543 | o.8o5 |
| ≤ μ | o.271 | 1.198 | 1.o33 | o.633 | 1.756 | 1.73o |
| μ ≤ | o.3[illegible] | 1.522 | 1.251 | o.824 | 2.o68 | 2.2o4 |
| V | 2o.145 | 41.o6o | 32.364 | 45.435 | 28.429 | 4o.957 |

Lauttyp 1b,
n = 52

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.414 | 1.142 | o.943 | o.[illegible] | 1.6o3 | 1.39[illegible] |
| s | o.097 | o.382 | o.343 | o.278 | o.439 | o.974 |
| ≤ μ | o.389 | 1.o33 | 1.o36 | o.581 | 1.565 | 1.752 |
| μ ≤ | o.437 | 1.243 | 1.249 | [illegible] | 1.812 | 2.244 |
| V | 2o.92o | 33.44o | 36.o48 | [illegible] | [illegible].o22 | 43.[illegible] |

Lauttyp 1c,
n = 13

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.51o | 1.o57 | o.955 | o.665 | 1.969 | 1.788 |
| s | o.087 | o.253 | o.5o7 | o.168 | o.434 | o.591 |
| ≤ μ | o.395 | o.9o4 | o.648 | o.663 | 1.7o4 | 1.429 |
| μ ≤ | o.623 | 1.21o | 1.261 | o.767 | 2.231 | 2.147 |
| V | 16.752 | 23.938 | 53.o75 | 25.368 | 22.o75 | 33.[illegible] |

Lauttyp 1d,
n = 5

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.337 | 1.55o | o.89o | o.7oo | 2.19o | 1.81o |
| s | o.o25 | o.111 | o.345 | o.275 | o.o82 | o.1o6 |
| ≤ μ | o.297 | 1.411 | o.461 | o.359 | 2.o67 | 1.675 |
| μ ≤ | o.377 | 1.688 | 1.318 | 1.o4o | 2.292 | 1.944 |
| V | 7.4[illegible] | 7.213 | 38.8oo | 39.[illegible] | 3.751 | 5.[illegible] |

Lauttyp $H_1$
n = 28

| | 1 | $f_o$ | $g_e$ | $f_{min}$ | [illegible] | [illegible] |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.045 | o.392 | o.695 | [illegible] | o.871 | [illegible] |
| s | [illegible] | [illegible] | o.699 | o.232 | o.217 | [illegible] |
| ≤ μ | [illegible] | [illegible] | o.367 | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| μ ≤ | [illegible] | [illegible] | 1.022 | [illegible] | o.97o | [illegible] |
| V | [illegible] | [illegible] | [illegible] | [illegible] | 24.915 | [illegible] |

Lauttyp [illegible]
n = [illegible]

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | [illegible] | [illegible] | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| s | o.119 | o.028 | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| ≤ μ | o.178 | [illegible] | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| μ ≤ | o.321 | [illegible] | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| V | [illegible] | 26.647 | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |

Lauttyp [illegible]
n = 14 [illegible] Tage

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | [illegible] | o.135 | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| s | [illegible] | o.633 | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| ≤ μ | [illegible] | o.o99 | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| μ ≤ | o.328 | [illegible] | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| V | 39.161 | [illegible] | – | [illegible] | [illegible] | [illegible] |

Lauttyp [illegible]
n = 16

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.313 | o.34o | [illegible] | [illegible] | o.915 | [illegible] |
| s | o.1o4 | o.252 | [illegible] | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| ≤ μ | o.257 | o.2o5 | [illegible] | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| μ ≤ | o.368 | o.475 | [illegible] | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| V | 33.223 | 74.118 | [illegible] | [illegible] | [illegible] | [illegible] |

Lauttyp 5a$_1$
n = 13

| | t | $t_o$ | $t_a$ | $t_{min}$ | $t_{max}$ | $t'_{max}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| X̄ | o.62[illegible] | o.62o | o.426 | o.114 | 1.o11 | 1.o16 |
| s | 1.181 | o.231 | o.383 | o.o15 | o.247 | o.313 |
| ≤/μ | o.515 | o.441 | o.194 | o.151 | o.861 | o.351 |
| μ/≤ | o.731 | o.791 | o.658 | o.131 | 1.161 | o.13o |
| V | 29.234 | 47.04[illegible] | 93.91o | 47.1[illegible] | 24.47o | 34.372 |

Lauttyp 5a$_1$
n = 14

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| X̄ | o.41o | o.41[illegible] | o.282 | o.712 | 1.o32 | 1.o77 |
| s | o.191 | o.174 | o.121 | o.215 | o.302 | o.391 |
| ≤/μ | o.38o | o.315 | o.197 | o.278 | o.857 | o.61o |
| μ/≤ | o.521 | o.515 | o.3[illegible] | [illegible] | 1.2[illegible] | 1.o29 |
| V | 46.584 | 42.189 | 44.31o | [illegible] | 29.289 | 35.3[illegible] |

Lauttyp 6a$_2$
n = 13, dominant

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| X̄ | 1.48o | o.138 | – | o.[illegible] | o.519 | o.6o3 |
| s | o.569 | o.124 | – | o.o71 | o.238 | o.395 |
| ≤/μ | 1.138 | o.o54 | – | o.o5[illegible] | o.376 | o.28o |
| μ/≤ | 1.333 | o.213 | – | o.18[illegible] | o.663 | o.927 |
| V | 3[illegible].315 | 89.85[illegible] | – | 53.467 | 45.936 | 65.696 |

Lauttyp 6a$_2$
n = 9, subdom.

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| X̄ | 2.35o | o.155 | – | o.216 | o.594 | o.833 |
| s | o.119 | o.682 | – | o.o7o | o.174 | o.176 |
| ≤/μ | 1.435 | o.1o3 | – | [illegible] | o.46o | o.697 |
| μ/≤ | 3.264 | o.2o7 | – | o.271 | o.728 | o.969 |
| V | 5o.641 | 43.84o | – | 32.635 | 29.271 | 21.213 |

Lauttyp $6a_1$
n = 5

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 1.300 | 0.100 | - | [illegible] | 0.300 | 0.250 |
| | 0.154 | | - | - | - | 0.050 |
| $\bar{x}_{geo}$ | 1.108 | - | - | | - | 0.187 |
| $\bar{x}_{harm}$ | 1.491 | | - | | - | 0.312 |
| V | 11.854 | | - | | - | [illegible] |

Lauttyp 2a
n = 10, Jt 44Tage

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.970 | 1.[illegible] | 0.375 | [illegible] | 1.475 | 1.520 |
| s | 0.220 | 0.447 | 0.353 | 0.391 | 0.440 | 0.281 |
| $\bar{x}_{geo}$ | 0.412 | 0.704 | 0.079 | 0.354 | [illegible] | 1.318 |
| $\bar{x}_{harm}$ | 0.727 | [illegible] | 0.570 | 0.955 | 1.790 | 1.721 |
| V | 98.614 | [illegible] | 94.281 | 58.037 | 29.863 | 17.491 |

Lauttyp 2e
n = 28, Jt 78 Tage

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | [illegible] | 1.010 | 0.528 | [illegible] | 1.266 | 1.755 |
| s | 0.745 | 0.444 | 0.649 | [illegible] | 0.386 | 0.666 |
| $\bar{x}_{geo}$ | 0.727 | 0.838 | 0.266 | [illegible] | 1.116 | 1.491 |
| $\bar{x}_{harm}$ | [illegible] | 1.183 | 0.791 | [illegible] | 1.415 | 2.019 |
| V | [illegible] | 43.988 | 122.783 | [illegible] | 30.516 | [illegible] |

Lauttyp $2a_2$
n = 4

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.956 | 0.412 | 0.175 | 0.350 | 0.725 | 1.862 |
| s | 0.585 | 0.235 | 0.236 | 0.173 | 0.357 | 0.540 |
| $\bar{x}_{geo}$ | [illegible] | 0.037 | 0.200 | 0.074 | 0.572 | 1.002 |
| $\bar{x}_{harm}$ | [illegible] | 0.787 | 0.550 | [illegible] | 0.877 | 2.722 |
| V | [illegible] | 57.175 | 135.003 | [illegible] | 49.265 | 29.028 |

Lauttyp $2b_1$
n = 9

| | t | $f_o$ | $s_o$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | $f_{1max}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{\bar{x}}$ | 1.644 | 0.494 | 0.562 | 0.350 | 0.725 | 1.862 |
| s | 1.141 | 0.296 | 0.372 | 0.173 | 0.957 | 0.540 |
| $\leq \mu$ | 0.766 | 0.305 | 0.251 | 0.073 | 0.572 | 1.002 |
| $\mu \leq$ | 2.522 | 0.683 | 0.873 | 0.625 | 0.877 | 2.722 |
| V | 69.443 | 49.654 | 66.135 | 49.487 | 13.205 | 29.028 |

Lauttyp $2b_2$
n = 4

| | t | $f_o$ | $s_o$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | $f_{1max}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{\bar{x}}$ | 1.050 | 0.267 | 0.275 | 0.237 | 0.687 | 2.737 |
| s | 0.275 | 0.025 | 0.485 | 0.478 | 0.062 | 0.205 |
| $\leq \mu$ | 0.614 | 0.222 | 0.497 | 0.161 | 0.587 | 2.410 |
| $\mu \leq$ | 1.483 | 0.302 | 1.047 | 0.313 | 0.787 | 3.064 |
| V | 26.082 | 9.523 | 176.502 | 20.156 | 10.149 | 7.513 |

Lauttyp $2d_1$
n = 5

| | t | $f_o$ | $s_o$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | $f_{1max}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{\bar{x}}$ | 0.840 | 1.050 | 1.250 | 0.720 | 1.920 | 1.050 |
| s | 0.442 | 0.111 | 0.866 | 0.216 | 0.653 | 0.111 |
| $\leq \mu$ | 0.291 | 0.911 | 0.174 | 0.450 | 1.108 | 0.911 |
| $\mu \leq$ | 1.388 | 1.188 | 2.325 | 0.989 | 2.731 | 1.188 |
| V | 52.637 | 10.648 | 69.282 | 30.110 | 34.034 | 10.648 |

Lauttyp $4a_2$
n = 9

| | t | $f_o$ | $s_o$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | $f_{1max}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{\bar{x}}$ | 0.388 | 0.350 | 0.361 | 0.305 | 0.772 | 2.305 |
| s | 0.172 | 0.114 | 0.131 | 0.150 | [illegible] | [illegible] |
| $\leq \mu$ | 0.256 | 0.251 | 0.259 | 0.189 | 0.666 | 1.699 |
| $\mu \leq$ | 0.521 | 0.438 | 0.462 | 0.42[illegible] | 0.877 | 2.911 |
| V | 44.[illegible]5 | 32.73 | 35.458 | 49.39[illegible] | 7.7[illegible] | 34.19[illegible] |

Lauttyp $4b_2$
n = 5

| | t | $f_o$ | $s_o$ | $f_{imin}$ | $f_{imax}$ | $f_{imax}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.298 | 0.260 | - | 0.310 | 1.000 | 0.760 |
| s | 0.093 | 0.041 | - | 0.547 | | 0.223 |
| $\leq/\mu$ | 0.181 | 0.208 | - | 0.241 | | 0.732 |
| $\mu/\leq$ | 0.414 | 0.311 | - | 0.310 | | 0.787 |
| V | 31.515 | 16.890 | - | 11.[illegible] | | 2.942 |

Lauttyp $4c_2$
n = 6

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.358 | 0.383 | - | [illegible] | 0.950 | 1.166 |
| s | 0.114 | 0.183 | - | 0.111 | 0.209 | 0.465 |
| $\leq/\mu$ | 0.013 | 0.190 | - | 0.427 | 0.729 | 0.678 |
| $\mu/\leq$ | 0.729 | 0.575 | - | 0.571 | 1.170 | 1.655 |
| V | 83.598 | 47.865 | - | 41.07[illegible] | 22.080 | 39.897 |

Lauttyp $4d_2$
n = 7

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.521 | 0.414 | 0.464 | 0.500 | 1.014 | 1.571 |
| s | 0.172 | 0.106 | 0.303 | 0.250 | 0.149 | 0.590 |
| $\leq/\mu$ | 0.361 | 0.315 | 0.183 | 0.268 | 0.876 | 1.025 |
| $\mu/\leq$ | 0.681 | 0.513 | 0.745 | 0.731 | 1.152 | 2.117 |
| V | 33.151 | 25.804 | 65.423 | 50.000 | 14.708 | 37.551 |

Lauttyp $4e_2$
n = 5

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | 0.330 | 0.300 | 1.640 | 1.020 | 1.020 | 2.500 |
| s | 0.836 | 0.111 | 1.935 | 0.354 | 0.354 | 0.418 |
| $\leq/\mu$ | 0.226 | 0.161 | 0.763 | 0.579 | 0.579 | 2.080 |
| $\mu/\leq$ | 0.433 | 0.438 | 4.043 | 1.460 | 1.460 | 3.119 |
| V | 25.353 | 37.268 | 113.048 | 34.766 | 34.766 | 16.089 |

Lauttyp 4[illegible]
n = [illegible]

| | t | $f_o$ | $s_a$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | [illegible] |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | [illegible] | o.588 | – | o.44o | o.918 | [illegible] |
| s | [illegible] | o.17o | [illegible] | [illegible] | o.212 | [illegible] |
| ≤/μ | [illegible] | [illegible] | – | [illegible] | o.775 | 1.622 |
| μ≤ | [illegible] | [illegible] | – | [illegible] | 1.o6o | [illegible] |
| V | [illegible] | 3o.278 | . | 44.159 | 23.138 | [illegible] |

Lauttyp [illegible]
n = 6

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.51[illegible] | o.5o8 | [illegible] | [illegible] | o.941 | [illegible] |
| s | o.287 | o.265 | [illegible] | [illegible] | o.287 | [illegible] |
| ≤/μ | o.214 | o.229 | [illegible] | [illegible] | o.64o | [illegible] |
| μ≤ | o.818 | o.786 | [illegible] | [illegible] | 1.242 | [illegible] |
| V | 55.648 | 52.2o2 | [illegible] | [illegible] | 3o.486 | [illegible] |

Lauttyp 4[illegible]
n = 14

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.597 | o.566 | 1.267 | o.5oo | 1.41o | [illegible] |
| s | o.2o3 | o.18o | o.917 | o.275 | o.49o | [illegible] |
| ≤/μ | o.48o | o.462 | o.738 | o.34o | 1.127 | [illegible] |
| μ≤ | o.715 | o.67o | 1.977 | o.659 | 1.694 | [illegible] |
| V | 34.116 | 31.812 | [illegible] | 55.192 | 34.788 | [illegible] |

Lauttyp [illegible]
n = 6

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.52o | [illegible] | o.291 | [illegible] | o.866 | [illegible] |
| s | o.o74 | o.111 | o.188 | [illegible] | o.15o | [illegible] |
| ≤/μ | o.441 | o.241 | o.o94 | [illegible] | o.7o8 | [illegible] |
| μ≤ | o.598 | o.475 | o.489 | [illegible] | [illegible] | [illegible] |
| V | 14.391 | 31.o97 | 64.523 | [illegible] | 17.371 | [illegible] |

Lauttyp $3a_2$
n = 15 ♀

| | t | $f_0$ | $s_0$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ | $f_{1max}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.495 | o.23o | o.183 | o.47o | o.846 | 1.966 |
| s | o.241 | o.031 | o.175 | o.228 | o.325 | o.751 |
| ≤ μ | o.361 | o.212 | o.095 | o.343 | o.666 | 1.545 |
| μ ≤ | o.629 | o.247 | o.28o | o.[illegible] | 1.o26 | 2.388 |
| V | 48.787 | 13.74o | 95.363 | 48.[illegible] | 38.[illegible] | 38.[illegible] |

Lauttyp $3e_1$
n = 13

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| $\bar{x}$ | o.31o | o.98o | o.666 | o.93o | 1.78o | 1.748 |
| s | o.726 | o.345 | o.778 | o.347 | o.368 | o.393 |
| ≤ μ | o.266 | o.771 | o.172 | o.72o | 1.557 | 1.[illegible] |
| μ ≤ | o.354 | 1.189 | 1.161 | 1.14o | 2.oo3 | 1.[illegible] |
| V | [illegible] | 35.23o | 116,775 | 37.317 | 2o.713 | 22.[illegible] |

Korrelationsmatrizen der physikalischen Parameter ausgewählte[illegible]
Lauttypen

Lauttyp $1b_1$
n = 6

| | t | $f_0$ | $f_{1min}$ | $f_{1max}$ |
|---|---|---|---|---|
| | | o.3353 | o.5771 | o.3333 |
| | | | o.5733 | 1.ooo |
| | | | | o.5773 |

Lauttyp $1d_1$
n = 5

| | | | |
|---|---|---|---|
| -o.1297 | o.3772 | o.225o |
| | o.8582 | o.8485 |
| | | o.7341 |

Lauttyp $2a_1$
n = 27

| | | | |
|---|---|---|---|
| -o.5248 | -o.5499 | o.5374 |
| | o.5o9o | -o.375o4 |
| | | -o.323o4 |

| Lauttyp | t | $r_o$ | $r_{1max}$ | $r_{2max}$ |
|---|---|---|---|---|
| Lauttyp $4c_2$, n = 6 | | 0.2017 | 0.9103 | 0.0115 |
| | | | 0.1155 | -0.3760 |
| | | | | -0.3204 |
| Lauttyp $4d_2$, n = 7 | | 0.2061 | 0.2607 | 0.0233 |
| | | | 0.4030 | -0.5872 |
| | | | | -0.0845 |
| Lauttyp $4d_1$, n = 6 | | 0.1485 | 0.0807 | -0.3419 |
| | | | 0.9330 | 0.3523 |
| | | | | 0.5609 |
| Lauttyp $4e_1$, n = 14 | | 0.0586 | -0.0424 | -0.0695 |
| | | | - 0.5471 | -0.6091 |
| | | | | 0.5373 |
| Lauttyp $5b_1$, n = 13 | | 0.2749 | 0.2772 | -0.1089 |
| | | | 0.3929 | -0.2036 |
| | | | | -0.3256 |
| Lauttyp $5l_2$, n = 16 | | 0.7060 | 0.1378 | -0.0561 |
| | | | 0.3752 | [illegible] |
| | | | | [illegible] |
| [illegible], n = [illegible] | | -0.1111 | -0. [illegible] | [illegible] |
| | | | [illegible] | [illegible] |
| | | | | [illegible] |

# Lebenslauf

Am 1. Juni 1943 wurde ich, Renate Härtel, als Tochter der Verkäuferin Selma Härtel und des Signalwerkführers Martin Härtel in Iden geboren.

Von 1949 bis 1957 besuchte ich die Grundschule in Hohen Neuendorf und anschließend die Runge-Oberschule in Oranienburg. Nach dem Abitur nahm ich ein Lehrerstudium [illegible] auf. 1963 legte ich das Staatsexamen an der Humboldt-Universität zu Berlin ab.

Von 1963 bis 1969 war ich als Fachlehrerin an einer Polytechnischen Oberschule tätig.
1967 erhielt ich im Rahmen einer außerplanmäßigen Aspirantur von meinem Betreuer, Herrn Prof. Dr. G. Tembrock, das Dissertationsthema :"Untersuchungen zur akustischen Kommunikation im Pflegesystem der Hauskatze".

Im September 1969 bekam ich eine Frauen-Sonderaspirantur und setzte als planmäßige Aspirantin meine Arbeiten zur Dissertation an der Humboldt-Universität fort.

Ich versichere, daß ich meine Dissertation

" Untersuchungen zur akustischen Kommunikation
im Pflegesystem der Hauskatze (Felis catus L.)"

selbst und ohne unerlaubte fremde Hilfe angefertigt habe und daß andere als die angegebenen Hilfsmittel nicht benutzt wurden.

Auch habe ich mich bisher noch an keiner anderen Stelle zur Promotion gemeldet.